

REVISION DE METODOS PARA ESTUDIOS TAXONOMICOS DE RAYAS (RAJIFORMES, RAJIDAE)

REVISION OF TAXONOMIC AND DESCRIPTIVE METHODS TO STUDY SKATES (RAJIFORMES, RAJIDAE)

Mario D. Leible*

RESUMEN

Se revisan los diferentes métodos utilizados para hacer estudios taxonómicos de Rajidae, considerando morfología externa, órganos copuladores, neurocráneo, escapulocoracoides y cintura pélvica.

Tienen importancia taxonómica específica, la espinulación, número de corridas de dientes, medidas externas, coloración, la conformación de la parte terminal del órgano copulador y sus partes esqueléticas, medidas del cráneo y escapulocoracoides. Tienen menor importancia las medidas proporcionales, los pliegues pseudobranquiales, los canales de Lorenzini, las "laminillas nictitantes".

Tienen importancia taxonómica supraespecífica, diferentes características del cráneo como su forma, la relación de los apéndices rostrales con el cartilago rostral, la fusión o articulación del tallo rostral con el cráneo, la forma y extensión hacia anterior de la fontanela anterior, el desarrollo de los arcos jugales.

La forma de la cintura pélvica permite separar órdenes de batoides.

Las "laminillas nictitantes" de las rayas, no corresponden a las membranas nictitantes de los tiburones Carcharhiniformes, sino a laminillas del borde dorsal del iris. Esas laminillas tienen un comportamiento de contracción independiente en cada ojo.

Se propone conservar el nombre en inglés para los componentes de la morfología externa de la parte terminal del órgano copulador.

PALABRAS CLAVES: Rajidae, Métodos, Taxonomía, Morfología externa, Neurocráneo, Escapulocoracoides, Órganos copuladores, Cintura pélvica.

ABSTRACT

Different methods used for taxonomic study of skates, related to external morphology, claspers, neurocranium, scapulocoracoids and pelvic girdle are revised.

The spinulation, number of teeth rows, external measurements, colouration, conformation of the glans of the clasper and their internal or skeletal parts, measurements of the cranium and scapulocoracoids have taxonomic importance. The proportional characters, pseudo-branchial folds, Lorenzini channels, "nictitans lamellae" have less importance.

Different characteristics of the skull as form, relationship of rostral appendages with the rostral shaft, articulation or fusion of the shaft with the cranium, shape of the anterior fontanella and development of jugal archs, have supraespecific taxonomic importance.

The shape of the pelvic girdle allows to separate different orders of batoids.

The "nictitant lamellae" of different authors, don't correspond to the structure of Carcharhiniform sharks but to lamellae of the dorsal border of the iris. Here, they have an independent contraction in each eye.

It is proposed to conserve the name in English for the different components founded in the external parts of the glans of the clasper.

KEYWORDS: Rajidae, Methods, Taxonomy, External morphology, Neurocranium, Scapula-coracoids, Copulatory organs, Pelvic girdle.

*Departamento de Pesquerías, Area de Biología y Tecnología del Mar. Pontificia Universidad Católica de Chile, Sede Talcahuano. Casilla 127, Talcahuano, Chile.

INTRODUCCION

Tradicionalmente, las descripciones de las especies de rayas de la familia Rajidae se realizaban en base a caracteres de la morfología externa como la forma del cuerpo, tamaño, espinulación, coloración, forma y cantidad de dientes y hábitat. Véase por ejemplo los trabajos de Müller & Henle (1837 a y b, 1838, 1841), Guichenot (1848), Garman (1875, 1913), Delfín (1902), Bigelow & Schroeder (1948a, 1950, 1953, 1962, 1965), De Buen (1959a y b, 1960).

En general, la identificación específica de Rajidae ha sido difícil para alguien no adiestrado convenientemente en el grupo, y esto, principalmente, porque un gran número de caracteres no están bien definidos y ellos cambian intraespecíficamente en relación con el tamaño de los ejemplares, con el sexo o la localización geográfica. También, características que muestran estabilidad en una especie, exhiben considerable variación en otra (Bigelow & Schroeder, 1953). Stehmann (1970), señala que la familia Rajidae es un grupo difícil y complicadamente accesible desde el punto de vista sistemático.

Tratando de mejorar la certeza de las identificaciones y aumentar la eficacia del reconocimiento específico y de la clasificación genérica, diferentes autores han explorado distintas estructuras que puedan ayudar a estos objetivos. Leigh-Sharpe (1920-1926) en una serie de memorias, observa la morfología de los órganos copuladores de un gran número de condroictios, incluyendo varias especies de rayas. En 1924, propone una clasificación del género *Raja* en nueve subgéneros que se diferencian por la composición del mixopterigio. Ishiyama (1958a), establece que estos apéndices genitales y su configuración permiten definir géneros y especies de Rajidae y ayudan a fijar relaciones filogenéticas dentro de la familia. Incorpora además componentes del neurocráneo, principalmente el tamaño y segmentación del cartilago rostral y la conformación de los apéndices rostrales para determinar géneros de rayas. Con esa metodología revisa las especies de este grupo que se distribuyen en el mar del Japón. Stehmann (1970)

examina las mismas especies que consideró Leigh-Sharpe, además de otras que se extienden en aguas del Atlántico nororiental. Concilió las proposiciones de este autor con las utilizadas por Ishiyama, más sus propias reflexiones, acerca de la nomenclatura de las partes de los órganos copuladores, tanto en las partes externas como esqueléticas. Con dicho estudio, se explican ese conjunto de especies conforme a esta nueva taxonomía, y le permite afirmar que considera absolutamente específicas para la especie, la morfología y anatomía de los pterigópodos, así como la forma del cráneo y cartilago rostral. Hulley (1972a) trata los Rajoidei del Atlántico suroriental con igual criterio. Nuevamente sistematiza las definiciones de los elementos de los apéndices genitales, incorpora otras partes del cráneo, principalmente la cara lateral, con sus forámenes de nervios y vasos sanguíneos, para completar la caracterización de las especies. Considera que algunos aspectos del diseño de la cintura pélvica aportan también ayuda para clarificar la ordenación taxonómica a diferentes niveles de la jerarquía. McEachran y Compagno (1979, 1980, 1982) incorporan además la configuración de la cara lateral de la cintura pectoral, junto a relatos del neurocráneo y del mixopterigio para hacer sus revisiones genéricas.

En conclusión, en los últimos 30 años se ha conformado un tratamiento taxonómico de la familia Rajidae que ha permitido definir con más seguridad a sus especies, delimitar géneros y subgéneros, separar especies crípticas y establecer relaciones filogenéticas. Todo ello, utilizando caracteres de la morfología externa, de la conformación del neurocráneo, de los órganos copuladores, del escapulocoracoides y de la cintura pélvica.

En este estudio, se revisa la literatura sobre la metodología de trabajo propuesta por los diferentes especialistas, principalmente los que realizaron estudios monográficos sobre la taxonomía de este grupo y se elaboran los glosarios de términos utilizados en la descripción de las especies. Esta recopilación de la metodología incluye la evolución histórica de la medición o componente, la discusión pertinente y la definición o conclusión.

MATERIALES Y METODOS

Se examinó ejemplares juveniles y adultos de rayas de las siguientes especies: *Raja (Dipturus) flavirostris*, *Raja (Dipturus) trachyderma*, *Raja miraletus*, *Bathyraja magellanica*, *Bathyraja sp.*, *Sympterygia lima*, *S. brevicaudata*, *Psammobatis scobina*. Los ejemplares están conservados en el Departamento de Pesquería de la Sede Talcahuano, Pontificia Universidad Católica de Chile y en el Departamento de Zoología (Vertebrados) de la Universidad Central de Barcelona.

La metodología consistió en revisar las definiciones dadas por diferentes autores en sus estudios descriptivos de especies de Rajidae, principalmente en revisiones monográficas sobre el tema. Se incluyen los siguiente aspectos.

1. Morfología externa. Se examina los métodos propuestos por Bigelow & Schroeder (1953), que es la referencia usual de los autores en los últimos 30 años. Se incluye la metodología utilizada por De Buen (1959a), quien describe, según su modelo, diferentes especies que habitan en las costas de Chile. Se consideran las mediciones más utilizadas del estudio de Hubbs & Ishiyama (1968). Se hace referencia al trabajo de Krefft & Stehmann (1975), que describen rayas del Atlántico sur occidental, los de McEachran (1982, 1983), que revisa los géneros *Sympterygia* y *Psammobatis* y Lamilla *et al.* (1984) que examinan *Psammobatis lima* (*:Sympterygia lima*).

2. Organos copuladores. Se ha examinado los ensayos realizados por Leigh-Sharpe (1920-1926), Ishiyama (1958, 1967), Stehmann (1970), Hulley (1972a), Capape & Desoutter (1978), complementados por artículos de esos mismos autores.

3. Neurocráneo. Se ha tomado en cuenta las exposiciones de Daniel (1934), Hulley (1972a), Hubbs & Ishiyama (1968), Stehmann (1970), McEachran & Compagno (1979), McEachran (1982, 1983).

4. Escapulocoracoides. Estructura introducida por McEachran & Compagno (1979) para complementar la definición de especies de rayas.

5. Cintura pélvica. Se analiza lo planteado por Hulley (1972a) en cuanto al diseño de este órgano y su validez diagnóstica a nivel del orden Batoidomorpha.

6. Número de vértebras. Se sigue a Hubbs & Ishiyama (1968).

**7. Número de válvulas en el instestino espi-
ral y en el cono arterial.** Se revisa lo propuesto por Ishiyama (1958a).

8. Cápsula ovígera. Se analizan los trabajos de Clark (1922) e Ishiyama (1958a,b).

9. Organos eléctricos. Se consulta a Ishiyama (1955, 1958a). Los conceptos taxonómicos y sistemáticos son los explicitados por Mayr, Linsley & Usinger (1953) y Mayr (1969). En los estudios estadísticos se siguió a Simpson, Roe & Lewontin (1960) y Snedecor (1964).

RESULTADOS Y DISCUSION DE LA REVISION DE LAS METODOLOGIAS

1. MORFOLOGÍA EXTERNA

1.1. Generalidades

Se ha considerado las proposiciones de Bigelow & Schroeder (1953), que analizaron con gran detalle las especies de rayas del Atlántico noroccidental. Se ha utilizado también la metodología propuesta por De Buen (1959a, b, 1960), que describe diferentes especies de Rajiformes que habitan aguas de Chile. Algunos de los caracteres propuestos por este autor no fueron definidos por él, o sus explicaciones no eran muy precisas. En estos casos, se complementó dicho estudio con las proposiciones de Hubbs & Ishiyama (1968). Se ha tomado en cuenta a autores que hacen mediciones de rayas que habitan aguas del sur de Sudamérica como Krefft & Stehmann (1975), McEachran (1982, 1983), Lamilla *et al.* (1984), Pequeño & Lamilla (1985). Se ha examinado la metodología propuesta por Stehmann & Burkel (1984), que han preparado un artículo sobre el modo de presentación de ensayos sobre taxonomía de Rajiformes.

En resumen, lo que se ha tenido en cuenta en el tratamiento de la morfología externa de

las rayas, permite realizar las comparaciones pertinentes con la bibliografía existente sobre ellas, y a la vez, ser coherente con las actuales descripciones de especies y géneros de Rajidae.

1.2. Ubicación de partes y órganos en las regiones dorsal y ventral

En la Fig. 1 se muestra el esquema de una raya macho en vista dorsal y ventral para ilustrar sus diferentes regiones y órganos. Son peces cartilagosos aplastados dorsoventralmente, con un enorme desarrollo de las aletas pectorales (P1), que se han fusionado con los lados de la cabeza, formando el conjunto de aletas pectorales, cuerpo y cabeza una unidad o disco. Esta fusión de las aletas pectorales con la cabeza ha desplazado las hendiduras branquiales (HB) a la región ventral del cuerpo. La locomoción se efectúa por movimientos de las aletas pectorales, teniendo la región caudal

(ReCa) poca influencia en la traslación y su tamaño es reducido si se la compara con la de un esqualo. Las aletas dorsales (D1, D2) también reducidas se ubican en el extremo posterior de la región caudal y aún más posterior se sitúa una muy pequeña aleta caudal (C), que en muchas especies carece del lóbulo hipocaudal o hipovertebral. Las aletas pélvicas (P2) se sitúan posterior a las aletas pectorales y tienen un lóbulo anterior y otro posterior. De este lóbulo posterior y en los machos se originan los órganos copuladores (Cl) en número de dos, uno en cada aleta. Todos los condriictios actuales realizan cópula y su fecundación es interna. Durante el acto sexual, se introduce uno solo de los órganos copuladores o los dos (Bigelow & Schroeder, 1953; Breder & Rosen, 1966; Wourms, 1977).

La cabeza no es una estructura definida y hay propuestas dos definiciones, según se observe la cara dorsal o ventral. Ventralmente, incluye el condrocráneo que protege el encé-

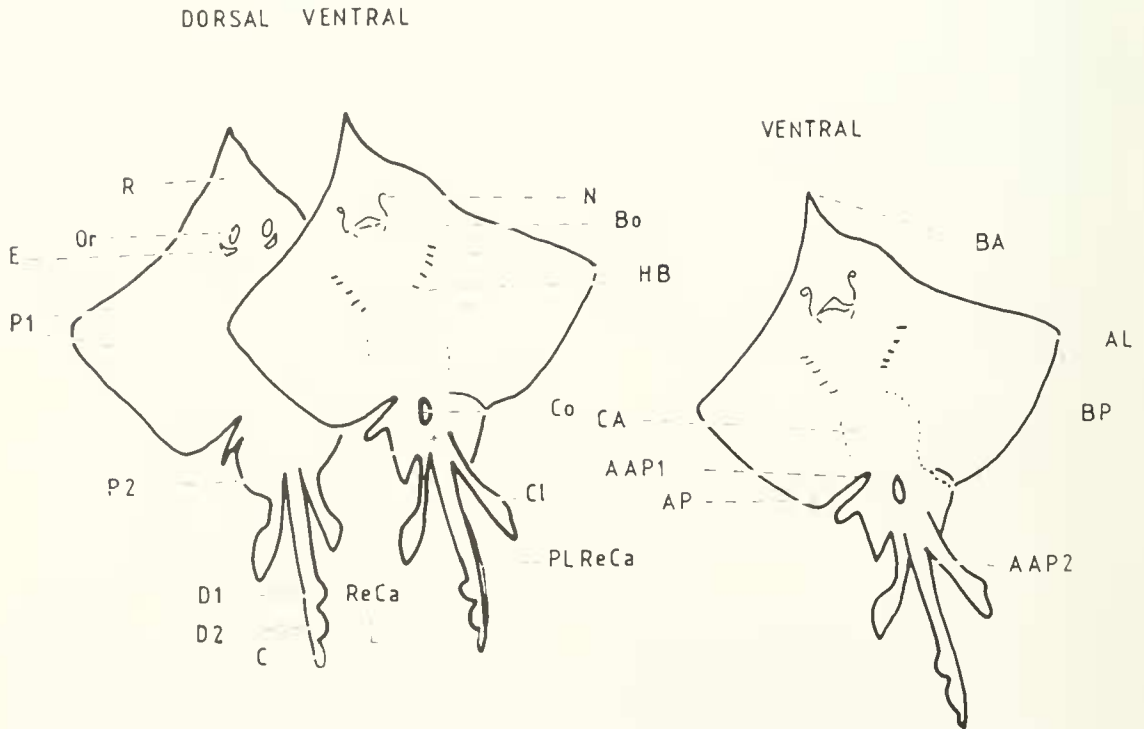


FIG. 1. *Raja trachyderma* (macho adulto) en vistas dorsal y ventral para ilustrar diferentes regiones y órganos. -AAP1: axila de la aleta pectoral; -AAP2: axila de la aleta pélvica; -AL: ángulo lateral de la aleta pectoral; -AP: ángulo posterior de la aleta pectoral; -BA: borde anterior de la aleta pectoral; -BP: borde posterior de la aleta pectoral; -Bo: boca; -C: aleta caudal; -CA: cavidad abdominal; -CL: "claspers" u órganos copuladores; -Co: cloaca; -D1: primera aleta dorsal; -D2: segunda aleta dorsal; -E: espiráculo; -HB: hendiduras branquiales; -N: "nostrils" o aberturas nasales; -Or: órbita; -P1: aleta pectoral; -P2: aleta pélvica; -PLReCa: pliegues laterales de la región caudal; -R: rostro; -ReCa: región caudal.

falo y órganos de los sentidos y el esplanocráneo con los arcos branquiales y el arco mandibular e hyoideo y su límite posterior es una línea imaginaria que pasa a través de la quinta hendidura branquial. Resulta así una región anatómica que incluye parte de las vértebras troncales y cervicales fusionadas (Ishiyama, 1958a, 1967; Krefft & Stehmann, 1975). La cara dorsal de la cabeza comprende el condrocráneo y el cartilago rostral siendo su límite posterior una línea imaginaria que pasa por el borde posterior de los espiráculos (Lozano Rey, 1928) o detectando con la uña el borde anterior de la placa vertebral en la línea media del cuerpo y que está algo por detrás de los espiráculos (Hubbs & Ishiyama, 1968).

Dorsalmente en la región cefálica, se observan los ojos y parcialmente los límites de la cavidad orbitaria (Or), con sus bordes anterior, posterior y supraorbitario. Los ojos están protegidos a nivel de la pupila por un párpado superior. Inmediatamente por detrás de los ojos están los espiráculos (E), aberturas branquiales que comunican con la faringe, que poseen una hemibranchia anterior o pseudo-branchia y que participa solamente en el paso del agua. Las rayas, peces bentónicos, viven sobre fondo arenoso o fangoso, quedando sus hendiduras branquiales en las proximidades del sustrato. Los espiráculos, ubicados en el dorso de la cabeza, permiten el ingreso de agua, que bañará las branquias para permitir la hematosi, y el agua posteriormente será eliminada por las hendiduras branquiales ventrales (Bertin, 1958a; Hughs, 1960). Por delante de los ojos se extiende el rostro (R), región triangular de distinto desarrollo según las especies, por lo que este carácter tiene valor sistemático. Internamente, esta zona está soportada por el cartilago rostral.

En la región cefálica, ventralmente, se aprecian en dirección cefalocaudal, las aberturas nasales o narinas o "nostrils" (N), la boca (Bo), y los cinco pares de hendiduras branquiales (HB). Entre las narinas y la boca se extiende la cortina nasal.

El tronco está dominado por las aletas pectorales (P1), que presentan un borde anterior (BA), un borde posterior (BP), un ángulo lateral (AL) y un ángulo posterior AP (Fig. 1). El lado interno de este ángulo posterior se une con el borde anterior del primer lóbulo de la

aleta pélvica, formando la axila de la aleta pectoral (AAP1), que es un ángulo interno, que generalmente queda cubierto por la aleta pectoral. Ventralmente es posible distinguir levemente los contornos de la cavidad abdominal (CA), y la cloaca (Co).

La región caudal (ReCa) se origina muy cerca del borde posterior de la cloaca en una protuberancia o tubérculo que forma la primera o segunda espina hemal, y que puede ser ubicada por palpación, ejerciendo una ligera presión en la zona cercana y posterior a la cloaca. El término de la región caudal es el extremo posterior de ella. La aleta pélvica o aleta ventral (P2) se extiende a los lados de la cloaca y está conformada por dos lóbulos, uno anterior y otro posterior, separados por un seno o escotadura, que puede ser más o menos profundo según las diferentes especies. El lóbulo posterior, en su borde interno sostiene el órgano copulador o "clasper" (CI) y el ángulo que conforma el borde de la aleta pélvica y la región caudal es la axila de la aleta pélvica (AAP2). En la parte media de la región caudal y en sus bordes laterales se forma en diferentes especies un pliegue lateral o membrana marginal o pliegues dérmicos de la cola (PLReCa).

1.3. "Atributos" y caracteres "merísticos"

El término "atributo" se ha tomado de Simpson, Roe & Lewontin (1960), que lo definen como variable discreta, descriptiva, que no es numéricamente expresable, porque o no es necesario o no hay técnicas apropiadas disponibles. Por ejemplo, con o sin aleta caudal; abertura nasal de forma triangular; vientre blanco cremoso; rayas de tamaño pequeño o grande. El término "merístico" se refiere a caracteres que pueden ser contados, como el número de vértebras o el número de radios de las aletas (Mayr, 1969); son variables discretas que corresponden a una enumeración de objetos en una situación dada (Simpson *et al.*, 1960).

1.3.1. Armadura dérmica

Se considerará en este capítulo los diferentes tipos de escamas placoides que presentan las rayas, tanto por tamaño y forma, como por la

distribución de ellas en las diferentes zonas del cuerpo. Se indicará también su importancia taxonómica y su variación sexual o aquella influida por factores de índole geográfica.

En los Rajidae que habitan aguas del Pacífico suroriental, el cuerpo está generalmente cubierto de denticulos en ambas superficies, siendo el lado dorsal más setoso que el ventral, con excepción de *Raja trachyderma*, que presenta abundantes espínulas en la región ventral. Los taxónomos de Batoidea han preferido reservar el nombre de "espina" para la enorme estructura, puntiaguda, venenosa, aserrada en sus bordes y ubicada al comienzo

de la región caudal, desarrollada en la gran mayoría de los Dasysatidae y muchos Myliobatidae (Bigelow & Schroeder, 1953; Stehmann & Burkel, 1984).

En las Figs. 2 y 3 se ilustran los diferentes tipos de escamas, que de menor a mayor son los siguientes:

—Espínulas o "prickles" que forman en juveniles de especies de *Bathyraja*, que habitan aguas del Japón, una especie de césped que cubre el dorso de ellas (Ishiyama, 1958). Son denticulos pequeños, de poca altura, con menos de un milímetro de longitud en muchas especies, de base angosta y punta fina. En *Raja flavirostris*

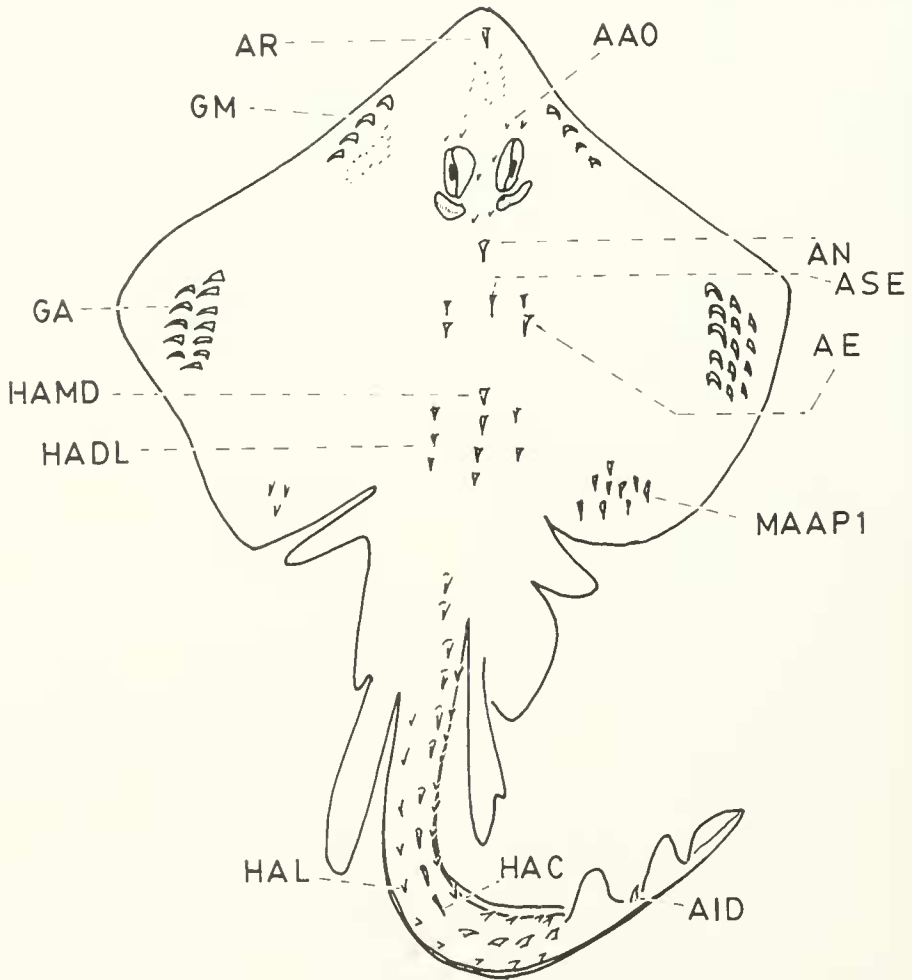


FIG. 2. Visión dorsal de una raya macho idealizada para ilustrar la diversidad de la espínulación. -AAO: agujones anteorbitarios o preorbitarios; -AE: agujones escapulares o escapulares laterales; -AID: agujón interdorsal; -AN: agujón nugal; -AR: agujón rostral; -ASE: agujón supraescapular o escapular medio; -GA: dos hileras de ganchos alares; -GM: una hilera de ganchos males; -HAC: hilera de agujones caudocentrales; -HADL: hilera de agujones dorsolaterales; -HAL: hilera de agujones caudolaterales; -HAMD: hilera de agujones medio dorsales; -MAAP1: mancha de agujones en el ángulo posterior de la aleta pectoral.

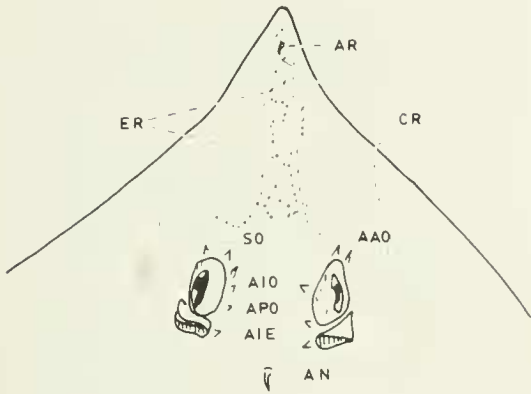


FIG. 3. Visión dorsal de la cabeza de una raya para ilustrar la armadura de esa región. -AAO: agujijones anteorbitarios o preorbitarios; -AIE: agujijón interespiracular; -AIO: agujijones interorbitarios o mediorbitarios; -AN: agujijón nucal; -APO: agujijón postorbitario; -AR: agujijón rostral; -CR: cresta rostral; -ER: espinulas rostrales; -SO: serie o anillo de agujijones orbitarios.

se encuentran en la región rostral y malar, tanto por dorsal como por ventral (ER). También en la región medio dorsal de *Sympterygia lima*, forman una franja de espinulas que recorren el dorso del organismo desde la región nucal hasta el nivel de la cintura pélvica. Agujijones o "thorns" (Bigelow & Schroeder, 1953; Hubbs & Ishiyama, 1968) son los tubérculos más destacados en machos y hembras de Rajidae, con uno, dos o más milímetros de longitud, con base circular o estrellada, con la punta aguda o roma, ubicándose generalmente en la región dorsal. Su distribución se utiliza para poder identificar las diferentes especies, porque tienden a seguir un patrón regular de localización en diferentes zonas del cuerpo. Pueden aparecer en hileras, en manchas o aislados. Así, *Raja flavivrostris* presenta un agujijón nucal (AN) y *R. trachyderma* carece de él, pudiendo esta característica contribuir a identificar esta especie, principalmente en sus estadios juveniles. *Sympterygia brevicaudata* presenta una hilera de agujijones medio dorsales (HAMD) y *S. lima* carece de ellos. Ganchos o "hooks" (Hubbs & Ishiyama, 1968) son tubérculos o agujijones de gran tamaño y forma recurvada, muy agudos y que se desarrollan en los machos adultos en la región alar o ángulo externo de las aletas pectorales (GA), dispuestos en varias hileras, y en la región malar (GM). Estos últimos se sitúan en las proximidades

del borde anterior de la aleta pectoral, a la altura de los ojos y su distribución es irregular, tanto en machos como en hembras y generalmente se desarrollan en las caras dorsal y ventral de los ejemplares adultos. Los ganchos alares son eréctiles a diferencia de los males, y se retraen en surcos en la piel, y se utilizan para retener a la hembra durante la cópula (Bigelow & Schroeder, 1953).

Los agujijones o "thorns" se nominan según su situación en las diversas regiones, y es de interés referirse a esta nomenclatura considerando que las diferentes especies presentan diseños de espinulación más o menos característicos. La serie rostral (AR y ER, Fig. 3) se sitúa sobre el cartilago rostral que en las especies del género *Raja* corresponde externamente al levantamiento o cresta rostral ("rostral ridge") (CR). Generalmente están distribuidos irregularmente y se combinan con espinulas (ER). La serie orbital (SO) se dispone sobre el reborde orbital desde su borde anterior, que queda por delante del extremo anterior del ojo, su borde interno y posterior, quedando este último por delante del margen anterior del espiráculo. Los agujijones preorbitarios o anteorbitarios (AAO) se hallan por delante de los ojos y los interorbitarios o mediorbitarios (AIO), en el reborde interno; los más posteriores de éstos son los postorbitarios (APO). En algunas especies hay una serie continua de ellos, siendo preferible nominar a ese conjunto como anillo orbital o serie orbital (SO). Los agujijones interespiraculares (AIE) se localizan en las proximidades del borde interno de los espiráculos. La serie escapular se sitúa sobre la supraescápula o en sus proximidades. Los agujijones nucleas (AN) están en la línea medial, inmediatamente por delante del borde anterior de la cintura escapular. Los supraescapulares o escapulares medios (ASE Fig. 2) se disponen también sobre la línea media y sobre la proyección externa de la supraescápula; los escapulares laterales o simplemente escapulares (AE), están a derecha e izquierda de los escapulares medios. La serie lumbar se coloca en las proximidades del eje longitudinal del cuerpo, desde los tubérculos situados por detrás del arco escapular, al último por delante del límite anterior del arco pélvico (HAMD, HADL). Los situados en el eje se llaman agujijones mediodorsales

(HAMD), y los colocados a sus lados, dorso-laterales (HADL). En algunas especies puede existir una hilera mediana de tubérculos, formando una serie desde la nuca hasta el borde anterior de la primera aleta dorsal, como en *Bathyraja magellanica*. En el ángulo posterior de la aleta pectoral de algunos especímenes de *Raja flavirostris* se ha detectado la presencia de manchones de aguijones (MAAPI), y también en algunos ejemplares de *Sympterygia brevicaudata*. La serie de aguijones caudales comprende los caudocentrales (HAC), situados en el plano medio de la región caudal, desde el inicio de la cola, hasta el comienzo de la primera aleta dorsal. Los caudolaterales (HAL) se disponen en una o dos hileras a cada lado de los caudocentrales; Hubbs & Ishiyama (1968) distinguen la serie lateral superior de la cola, que son las caudolaterales que corren bien arriba del pliegue lateral y la serie lateral inferior, que se distribuye inmediatamente por arriba del pliegue lateral. La serie interdorsal (AI) se encuentra entre las bases de las dos aletas dorsales.

Los interesados en identificar rayas usando la espinulación deben tener presente que la distribución de esta armadura provee solamente un medio inseguro para el reconocimiento específico, existiendo variación de acuerdo a los grupos taxonómicos ya sea a nivel específico, subgenérico o genérico. También se conoce cierta variación en relación con la talla y la distribución geográfica y con el sexo. Por ejemplo, en todas las especies de rayas, los machos adultos desarrollan aguijones o ganchos alares, y en las especies del género *Raja*, muchas especies presentan más hileras de espinas caudolaterales en las hembras, cuando llegan al estado adulto (Ishiyama, 1958a). En todo caso, es un esfuerzo que los investigadores que hacen revisiones genéricas deben acometer, así como los estudiosos de rayas de una determinada región faunística, porque aunque haya cierta indeterminación en la identificación en algunas especies o grupos de ellas, puede ser importante, si se demuestra que su escamación es relativamente estable. De ese modo se podrá determinar qué especies se pueden identificar por cuál tipo de aguijones, o, en cuáles especies la espinulación es un carácter confiable o poco variable.

1.3.2. Forma de la boca

Este carácter presenta variación en relación al tamaño o a la edad y al sexo. En la Fig. 4 se ha ilustrado la forma de la boca en dos ejemplares adultos de distinto sexo de *Raja flavirostris*. La forma de la boca en el macho es recurvada con un fuerte arco de dirección anterior, presentándose esta sinuosidad muy marcada en las mandíbulas superior e inferior, siendo esta distorsión máxima a nivel de las sínfisis. En la hembra, las mandíbulas están suavemente inclinadas hacia adelante, mostrando la forma de la boca esa misma tendencia. Lo mismo sucede en los juveniles de ambos sexos. Estas mismas tendencias se observan en las figuras expuestas por Bigelow & Schroeder (1953) que ilustran la forma de la boca en diferentes especies de Rajidae. McEachran (1977b) explicita esta misma situación, indicando además que las mandíbulas del macho cambian abruptamente su dirección a nivel de la sínfisis.

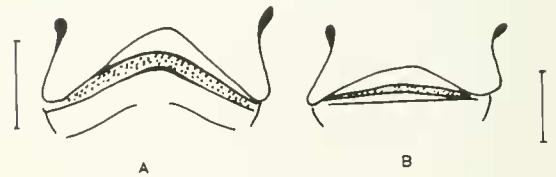


FIG. 4. Forma de la boca en ejemplares adultos de *Raja flavirostris*. A: macho de 930 mm LT (160480); B: hembra de 970 mm LT (000479). La medida indica 2 mm.

1.3.3. Dentición

Bigelow & Schroeder (1953), en su estudio de las rayas del Atlántico norte examinan el número de hileras de dientes, tanto en la mandíbula superior como inferior, en cada una de las especies consideradas. Así por ejemplo, *Raja ackleyi* tiene la fórmula dentaria 42/44, con 42 hileras de dientes en la mandíbula superior y 44 en la inferior. En *Raja flavirostris*, ilustrada en la Fig. 5 A, su fórmula dentaria es 35/35. La disposición de los dientes en los machos adultos de las diferentes especies es en filas longitudinales, que se reconocen fácilmente; en los juveniles y en muchas hembras maduras sexualmente, los dientes se orientan en filas oblicuas, lo que dificulta su conteo

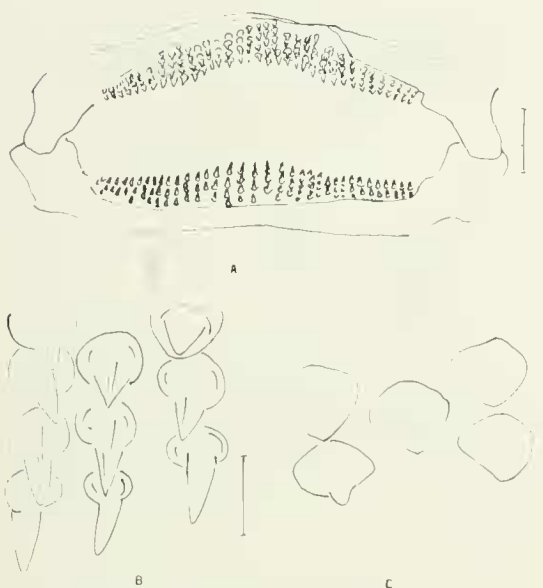


FIG. 5. Esquemas de dientes de *Raja flavivostris*. A: mandíbula superior (arriba) e inferior de un macho adulto. La medida indica 2 cm. B y C: tres corridas de dientes de la mandíbula superior, región de la sínthesis de un macho (B) de 970 mm LT y de una hembra (C) de 570 mm LT. La escala indica 2 mm.

(Fig. 5 C). Otra dificultad es contar las hileras de dientes que quedan próximas a las comisuras bucales, que están cubiertas por las cortinas nasales (Fig. 4). Hubbs & Ishiyama (1968) proponen numerar solamente el número de hileras de dientes en la mandíbula superior. Ishiyama (1958a) estudia la fórmula dentaria de la mandíbula superior de 23 especies de Rajidae, no encontrando diferencias significativas entre machos y hembras de las diferentes especies. También detecta una alta variación intraespecífica y considera que con pocas excepciones, este carácter no es muy importante taxonómicamente.

La forma de los dientes puede variar en una misma especie, tanto en relación con el tamaño de los individuos como con el sexo. En general, los ejemplares juveniles de ambos sexos y las hembras adultas, presentan morfologías semejantes. De acuerdo a las descripciones de Bigelow & Schroeder (1953), para juveniles machos y hembras de Rajidae, hay una gran coincidencia en cuanto a que ambos tienen dientes con forma redondeada, con su punta cónica y roma y su distribución es quin-

cuncial. Ver sus descripciones de *R. ernacea*, *R. fyllae*, *R. garmani*, *R. laevis*, *R. ocellata*, *R. radiata* entre otras, y la Fig. 5 C. La mayoría de las especies de Rajidae presentan dimorfismo sexual en la forma de los dientes. Generalmente, los machos maduros presentan dientes de base circular, forma cónica, con su punta aguda, y se distribuyen en ambas mandíbulas en series ordenadas, longitudinales y paralelas. Así se observa en las figuras expuestas por Bigelow & Schroeder (1953) para las especies *Raja ackleyi*, *R. ernacea*, *R. fyllae*, *R. garmani*, *R. laevis*, *R. lentiginosa*, etc. y en la Fig. 5 A. Hay muy pocas especies no dimórficas respecto a este carácter. *R. hyperborea*, que habita aguas polares al norte del mar de Noruega, presenta dientes de forma similar en ambos sexos, largos y de punta aguda, con su base ancha, y dispuestos espaciadamente en series longitudinales. *Bathyraja spinicauda*, que vive en aguas del mar de Barents, en el estrecho de Davis, en las proximidades de la costa de Groenlandia, presenta dientes con cúspides agudas, con base redondeada en ambos sexos, los que se disponen en series regulares. *Raja texana*, de la costa oeste de Florida, es considerada como dimórfica por Feduccia & Slaughter (1974), aunque los dientes de los machos son un poco más delgados y más agudos que los de las hembras.

La variación dimórfica de los dientes se ha interpretado de diferente manera por distintos autores. Feduccia & Slaughter (1974) plantean que las especies de Rajidae con morfología de dientes desiguales en machos y hembras se distribuyen a mayor profundidad que las especies no dimórficas, no habiendo en sus hábitat competencia interespecífica con miolibátidos y dasyátidos, u otros peces que viven en aguas someras. McEachran (1977b) considera que el dimorfismo dentario en Rajidae se relaciona mejor con los hábitos reproductivos de ellos, los machos tendrían dientes agudos para sujetar a la hembra durante la cópula, sumado a la acción de los ganchos alares y malares.

1.3.4. Color

Hubbs & Ishiyama (1968) proponen anotar el diseño de color por áreas. Así, dorsalmente, indicar la coloración del rostro, cráneo, aletas

pectorales, incluyendo la región mediodorsal del tronco, el área de la cola y las aletas dorsal y caudal. Ventralmente, el área preoral, la zona branquial, la región pectoral, lateral, posterior y medioposterior; la cloaca, las aletas pélvicas y la cola. Señalar el color de los poros sensoriales de la superficie inferior, si corresponde, sobre todo los eventualmente situados en la cabeza.

Revisando las descripciones del color de diferentes especies en la obra de Bigelow & Schroeder (1953), se pueden extraer los siguientes considerandos: Para cada especie se indica su color dominante tanto dorsal como ventralmente. En general, las variaciones de la cara ventral son muy pocas, habiendo un color homogéneo por todas sus regiones. A continuación se señalan los tipos diferentes de manchas, detallando su forma, distribución en las distintas partes del cuerpo y su variación individual. El tipo de manchas, si existen y tienen una distribución estable en los variados especímenes, es un indicador acerca de la identificación de las especies. Algunas especies como *Raja flavirostris* presentan un espacio transluciente a ambos lados del cartilago rostral, con tonos amarillos en estado fresco, lo que motivó señalar esa característica en su nombre específico (flavirostris: rostro amarillo).

Manchas circulares de gran tamaño (una, dos o tres veces el diámetro del ojo) y de colores oscuros, negro, café, azul u otros, se denominan generalmente ocelos. Stehmann & Burkel (1984) prefieren una definición más precisa de esta "mancha ocelar", siendo generalmente una sola estructura en cada aleta pectoral. Raramente ocelos adicionales más pequeños pueden estar presentes en especímenes. El término lo usan solamente para una estructura que es típica para una especie y que está formada por una mancha oscura variegada con colores claros, o por una o más manchas sólidas bordeada por un anillo claro. Una concentración de manchas pequeñas que toman la forma de un anillo, no es llamada ocelo, aun si está siempre presente en una especie. Interpretando esta situación, claramente *Raja miraletus* tendría ocelos (Fig. 6A), y *Raja montagui* presenta en algunos especímenes pequeñas manchas formando un círculo, que no serían ocelos (Fig. 6B)

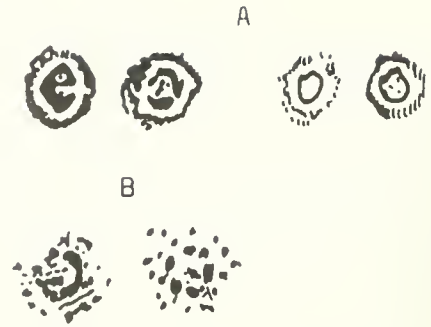


FIG. 6. Manchas circulares en la región dorsal, de dos especies de rayas. A. Ocelos de *Raja miraletus* de un ejemplar macho de 255 mm LT (lado izquierdo) y de un espécimen hembra de 242 mm LT (lado derecho). B: Manchas circulares en un ejemplar macho de *Raja montagui* de 465 mm LT. Dibujados de "Plate 2 y 3" de Clark (1926).

Ishiyama (1958a) evalúa la importancia del color en la sistemática de las rayas que habitan aguas del Japón. Considera que se debe tener en cuenta lo siguiente: Si el color del integumento es uniforme o variable (con manchas). Qué clase de color de fondo se encuentra, tanto dorsal como ventralmente, en ejemplares frescos o fijados en formalina. Presencia o ausencia de cualquier marca o diseño, o de manchas en la superficie del cuerpo, tanto dorsal como ventralmente. Presencia o ausencia de ocelos pectorales marginados con colores oscuros o claros, especialmente en los juveniles. Con estos elementos clasifica las rayas de esa región en cinco grupos y elabora una clave de identificación de los especímenes. Además, encuentra una relación entre el tipo de diseño y la profundidad a que viven las especies de una región determinada. Así, las rayas que habitan el Mar de Aich o Kumano-nada se distribuyen entre 50 y 400 m, existiendo un punto de quiebre en la distribución de las especies respecto al color, en los 100 m, siendo de colores variados las que viven en superficie y con coloración uniforme las más profundas que 100 m. Son especies de aguas someras *Raja kenoei*, que habita entre 20 y 80 m de profundidad, con color de dorso café moteado con manchas más claras, y siempre con un ocelo pectoral, que es más grande que el ojo. *Raja schmidti*, vive entre los 20 y 50 m de profundidad y tiene un color café-amarillento, con muchas manchas café oscuras, que

están más densamente distribuidas en el dorso del cuerpo; ocelo presente en los ejemplares en estado fresco, desapareciendo después de la preservación. Son especies que habitan aguas más profundas que 100 m, entre otras, *Raja macrocauda* que se distribuye entre 300 y 400 m de profundidad, con coloración en ambas superficies de un tono plomo grisáceo, sin marcas o manchas. *Raja gigas* ocupa la franja de 300 a 400 m de profundidad con un color uniformemente gris o gris negruzco, tanto dorsal como ventralmente. En nueve especies que pertenecen a esta región, señala también una excepción, *Rhinoraja odai* de aguas entre 330 y 350 m tiene el dorso del cuerpo de color anarillo a amarillo-café con numerosas manchas café del tamaño de la pupila que cubren la superficie dorsal del disco, las aletas pélvicas y la cola; tres pares de marcas blancas alrededor del área basal del disco: lado ventral blanco (Ishiyama, 1967). En las rayas que habitan el Mar de Okhotsk, alrededor de Hokkaido, el cambio de color del integumento desde variado a uniforme ocurre entre 50 y 70 m de profundidad. Probablemente estos cambios de color con la profundidad están asociados a comportamientos protectivos o de ocultamiento, debiendo utilizar mayores recursos pictóricos cerca de la superficie que en aguas profundas por haber más luz en el primer caso.

En conclusión, se ha de considerar el color como un carácter sensible a las influencias ambientales.

1.3.5 Pliegues pseudobranquiales

J.P. Quignard (1965), considerando sus dificultades de identificación de las rayas, debido a que las diagnósis se realizaban sobre caracteres morfológicos, biométricos y de coloración que varían con la edad y el sexo de los individuos, busca caracteres merísticos en que la amplitud de la variación sea constante e independiente de la talla y el sexo. Entre los caracteres que responden a esas exigencias, considera el número de hojas pseudobranquiales que lleva el espiráculo en su cara anterior.

El espiráculo es una hendidura branquial ubicada en la cara dorsal en los Batoidea y por detrás del ojo (Fig. 7 B). En su cara anterior, sostiene una hemibranchia mandibular, espiracular, más o menos reducida a la que se

llama también pseudobranquia (Bertin, 1958a). El término pseudobranquia se emplea en un sentido fisiológico, para designar a esta branquia que recibe sangre ya oxigenada, y no tiene un rol en la respiración branquial.

Esta pseudobranquia tiene láminas branquiales diferenciadas, separadas las unas de las otras y bañadas por el agua ambiente. También en el espiráculo de las rayas hay una válvula bien desarrollada (Fig. 7 B) situada en el borde anterior de la hendidura, formada por tejido conjuntivo, que se está abriendo y cerrando constantemente durante la respiración (Daniel, 1934). Sirviendo como un soporte a este pliegue hay un fuerte cartilago espiracular, fijo a cada extremo por unos ligamentos (Fig. 7 A).

De 11 especies estudiadas por Quignard, cuatro grupos pueden diferenciarse. Por ejemplo, *Raja oxyrinchus* tiene entre 9 y 12 pliegues pseudobranquiales; *R. batis*, de 13 a 15; *R. circularis*, de 16 a 19 y *R. brachyura* entre 19 y 22 de ellos. Stehmann (1970) estudia 14 especies, y entre ellas, 6 de las 10 analizadas por Quignard, concluyendo que los valores encontrados en cuanto al número de pliegues pseudobranquiales no mostraron significancia alguna que fuera típica desde el punto de vista de las especies y tampoco encontró tipos diferentes de grupos.

1.3.6 Canales de Lorenzini

Aloncle (1966) señala las dificultades de identificación de las rayas que habitan las costas atlánticas de Marruecos, principalmente considerando las variaciones del color o de la espínulación. Por ejemplo, *Raja clavata* presenta cuatro tipos distintos de acuerdo a su ornamentación, entre los cuales existen también las formas intermedias. Este autor propone un nuevo carácter, que considera independiente del sexo y de la edad de los animales estudiados. Es el límite externo de la superficie ocupada por los canales de Lorenzini, canales mucíparos que terminan por un poro y ubicados en la cara ventral de las rayas. El límite externo de esta superficie está ocupado por una serie de poros y cuya disposición es idéntica al interior de la especie. En la Fig. 8 se ilustra la disposición de estos canales, de acuerdo a la proposición de Aloncle. Considera que mien-

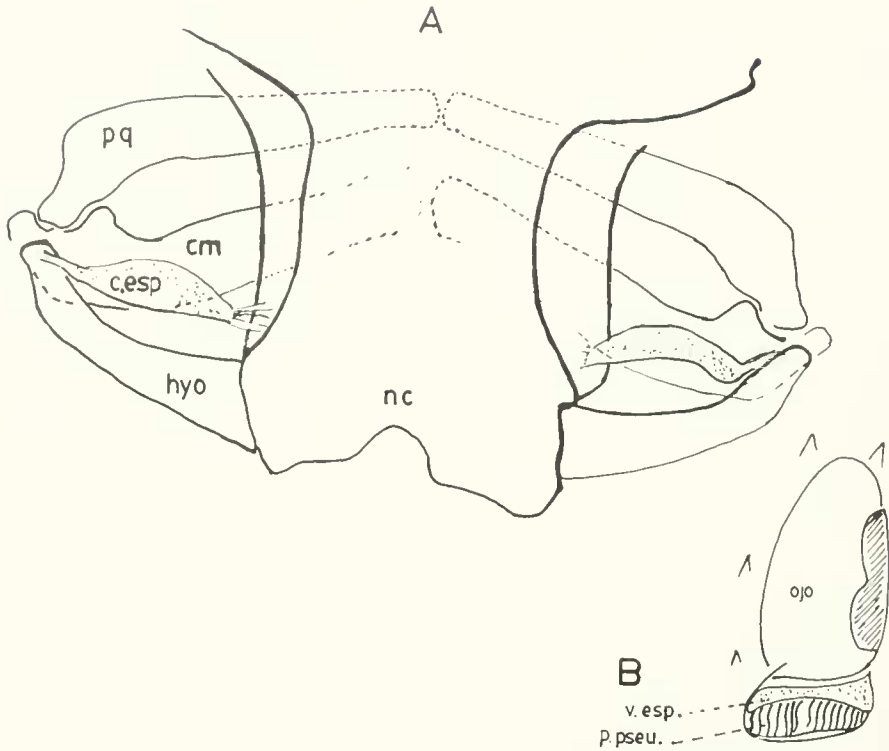


FIG. 7. A: Visión dorsal de la región posterior del neurocráneo de *Raja flavrostris*; ejemplar hembra de 890 mm LT (16-05-79. F y R) tomada de una radiografía para indicar la ubicación del cartilago espiracular. -c. esp.: cartilago espiracular; -cm: cartilago de Meckel; -hyo: hyomandibular; -nc: neurocráneo; -pq: palatocadrado. B: Esquema del espiráculo derecho de un ejemplar de *R. flavrostris*, que ilustra la ubicación de la válvula espiracular (v esp) y los pliegues pseudobranquiales (p. pseu.).

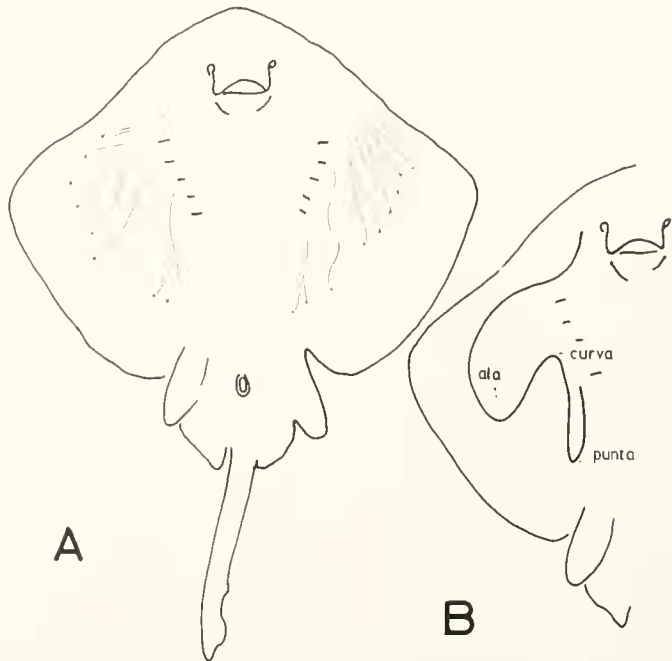


FIG. 8. Visión ventral de una hembra de *Sympterygia lina*. A: Disposición de los canales de Lorenzini. B: Esquema de la unión de los extremos distales de dichos canales en el mismo ejemplar.

tras las proporciones del cuerpo, la espinulación, el número de dientes y la coloración, pueden dejar subsistir algunas dudas, el contorno de la superficie ocupada por los canales de Lorenzini permite relacionar un espécimen examinado a una especie determinada.

Aplicando estos principios a *Sympterygia lima* (Fig. 8) se ha de distinguir en ese contorno, tres componentes: ala, curva y punta. En esta especie, el ala es abultada, redondeada, con la curva pronunciada y la punta angosta, dirigiéndose levemente hacia afuera.

Stehmann (1970) en su estudio de las rayas del Atlántico nororiental, revisó la significación de este distintivo en 53 ejemplares de 15 especies y dos subespecies, incluyendo las ocho estudiadas por Aloncle. De este análisis concluye que: el número y la posición de los poros pueden ser muy distintos, individualmente para las dos aletas pectorales. Intraespecíficamente, se presenta una clara variación de la línea de contorno. Lo pronunciado de la línea depende en cierta medida de la edad y del crecimiento. No pudo comprobar un dimorfismo sexual. La configuración del campo de las ampollas de Lorenzini en su forma global está estructurada en forma demasiado poco significativa como para presentar distinciones seguras entre las especies. Estos resultados, apoyados especialmente en un material más o menos grande de *R. fyllae* y *R. radiata* señalan que no se encuentran configuradas en forma suficientemente clara las diferencias interespecíficas en el distintivo, como para permitir una separación de especies en forma suficientemente segura. Pero, posiblemente se puedan distinguir tipos de grupos según las líneas de contorno, los cuales configuran en forma más fácilmente abarcable la abundancia de especies. Por otra parte, Raschi (1978) tuvo éxito en separar dos especies crípticas, *Raja erinacea* y *R. ocellata* por la cantidad de poros, siendo significativamente más abundante en *R. ocellata*.

Según Ewart & Mitchell (1891), los canales ampulares radian de cinco centros y sus extremos internos dilatados forman cinco grupos de ampollas. El grupo más posterior u hioideo, son ampollas que quedan en el extremo externo del cartílago hiomandibular; el segundo, el grupo oftálmico superficial, queda a los lados del rostro; el tercer grupo, el bucal

interno, se sitúa por delante de las cápsulas nasales; el cuarto grupo, el bucal externo, se ubica por delante del cartílago anteorbital, mientras que el quinto grupo, el mandibular, yace cerca del extremo externo de la mandíbula.

Según Budker (1958) y Daniel (1934), los corpúsculos de Lorenzini constan de un poro, un canal y la ampolla propiamente dicha. El poro es circular, de un tamaño próximo a un milímetro, y se abre al exterior. El canal se halla en el íntegumento, y es de un diámetro aproximado del doble del que tiene el poro y su longitud es variable, entre seis y 30 mm. Su pared es de células epiteliales poligonales aplastadas. La ampolla propiamente dicha es en general más voluminosa que el canal, y su forma es globular o esférica o puede también presentar diferentes divertículos esféricos, siendo de tipo alveolar. Bennet & Clusin (1978) encuentran en rayas canales de Lorenzini de hasta 20 cm de longitud, que son los que se dirigen hacia posterior en la superficie ventral.

No deben confundirse los canales de Lorenzini con los canales sensoriales de la línea lateral, que se distribuyen en la superficie ventral y dorsal de las rayas.

De acuerdo a los estudios de Ewart & Mitchell (1891), retomados por Daniel (1934) y por Devillers (1958), (Fig. 9), los canales sensoriales de la línea lateral toman un curso general paralelo al eje del cuerpo. En la región del tronco y la cola componen la línea lateral y en la región de la cabeza forman los canales cefálicos, que son el supraorbital (soc), que se desplaza arriba de los ojos; el infraorbital (ioc), que corre por debajo del ojo; el hiomandibular (hmc), que desde el infraorbital se dirige hacia atrás, a la región del arco hioideo; el canal mandibular, en las proximidades de la mandíbula inferior. En las rayas, el canal supraorbital, en su curso ventral, hace una larga vuelta hacia adelante. Se une ventralmente al infraorbital. El canal hiomandibular en Rajidae está muy modificado. Pasa desde el canal infraorbital hacia atrás, recorriendo la superficie ventral de la aleta pectoral en aproximadamente tres cuartas partes de su longitud. Allí da la vuelta y se dirige hacia adelante, por la cara ventral. Al nivel de la cápsula olfatoria, perfora la aleta pectoral y continúa su curso en

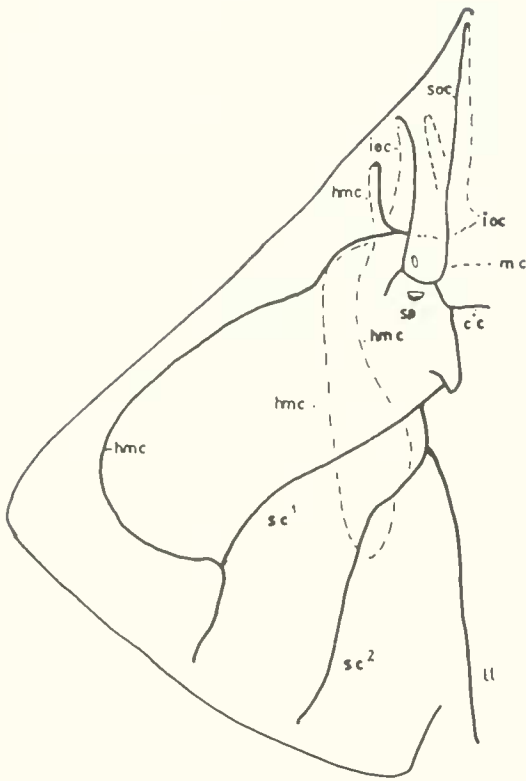


FIG. 9. Canales sensoriales de la línea lateral de *Raja bats* en vista dorsal (trazo lleno) y en vista ventral (línea discontinua). -cc: canal comisural o supratemporal; -hmc: canal hiomandibular; -ioc: canal infraorbital; -ll: línea lateral; -mc: canal mandibular; -sc 1: primer canal escapular; -sc 2: segundo canal escapular; -soc: canal supraorbital; -sp: espiráculo. (Modificado de Ewart & Mitchell, 1891).

el lado dorsal de la aleta, primero hacia atrás, corriendo paralelo al borde anterior de la aleta. Al llegar al ala de la aleta, se curva hacia adentro para unirse a la rama escapular anterior (sc1) del canal lateral. El lumen de estos canales en su lado ventral es redondeado, y los poros mucosos contienen mucus (Daniel, 1934).

Los canales sensoriales juegan un papel en la percepción de las vibraciones en el medio externo. Son sensibles a estímulos de naturaleza mecánica, pudiendo aun detectar obstáculos que no están en movimiento y pequeñas diferencias en la velocidad del agua. Por otra parte las ampollas de Lorenzini reaccionan a una variedad de estímulos como la temperatura, salinidad, presión y potencial eléctrico, pero su más probable función esta relacionada

con la detección de presas, captando impulsos eléctricos de origen biológico (Kalmijn, 1978).

Se realizó una disección en un ejemplar macho de *Sympterygia lima*, observando el sistema de Lorenzini en la región lateral de la narina con sus ampollas globosas de aproximadamente un milímetro de diámetro y en número de unas 20 de ellas. A su vez, se diseccionó algunos canales de Lorenzini en la superficie ventral de la aleta pectoral, con un poro circular externo y un canal de su mismo diámetro y con longitudes que pueden alcanzar 50 mm.

1.3.7. Región nasal

Se considerará en esta región (Fig. 10) las aberturas nasales o narinas, situadas en la superficie ventral, próximas a la base del rostro y por debajo de las cápsulas olfatorias. Tienen un margen anterior (ma en Fig. 10 A), que en esta especie tiene una forma subtriangular con punta obtusa y un margen posterior (mp) de conformación lobulada. Desde el margen anterior se dirige hacia atrás, bordeando el margen interno de las narinas, una cortina que se extiende hasta las comisuras bucales en ambos lados. El borde posterior de esta cortina nasal (cn en Fig. 10 B) puede ser festoneado o liso. Al levantar esta estructura se expone un canal poco profundo que une la abertura nasal con la boca, surco nasobucal (sn en Fig. 10 C). En la abertura expuesta se puede observar las láminas olfatorias o pliegues de Schneider (lo en Figs. 10 C y D) que forman el piso de esta cavidad. Las narinas funcionan como canales incurrentes o de llegada del agua, escurriendo después por el surco nasobucal y entrando a la boca o saliendo al exterior a esa altura.

Bigelow & Schroeder (1953) han considerado de importancia taxonómica para identificar especies y géneros de Rajidae, la forma del margen anterior y posterior del canal incurrente, pudiendo ser el margen posterior liso o festoneado; la forma e inclinación de la cortina nasal y la conformación del borde posterior que puede ser liso o diversamente ondulado o lobulado. Así, todas las especies del género *Raja* analizadas por estos autores en el citado trabajo presentan el borde posterior de la cortina nasal con distintos tipos de ondulaciones. Algunas suavemente festoneadas como

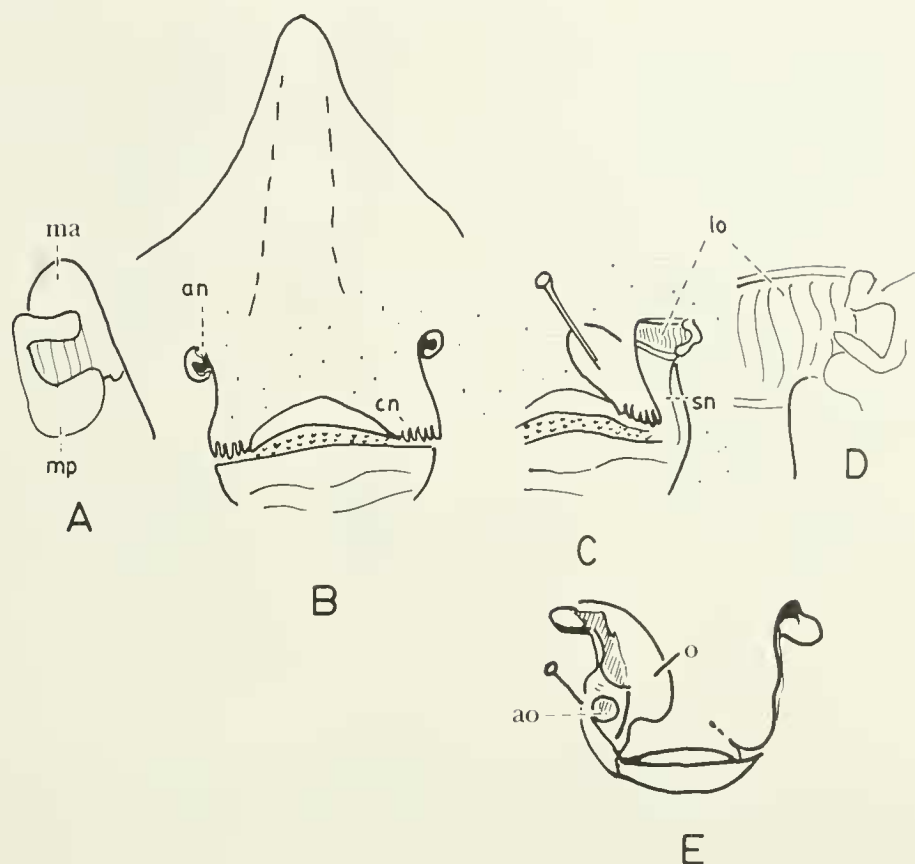


FIG. 10. Vistas ventrales de las regiones nasal y bucal de *Raja flavirostris* (A-D), ejemplar macho juvenil de 37 cm LT y de *Pseudoraja fischeri* (E). A: Ampliación de la abertura nasal derecha, para mostrar el margen anterior (ma) y el margen posterior (mp) de ella; B: Vista de conjunto de las aberturas nasales (an) y las cortinas nasales (cn) con flecos en su borde posterior; C: Abertura nasal izquierda expuesta por incisión de la cortina nasal en su borde anterior, para observar las láminas olfatorias (lo) o pliegues de Schneider y el surco nasobucal (sn); D: Ampliación de la abertura nasal izquierda; E: Tomado de Bigelow & Schroeder, 1954-a para ilustrar la abertura oronasal (ao) y el surco nasobucal.

Raja spinicauda con 10 lóbulos cortos y redondeados; otros, profundamente festoneados como *Raja fyllae* que presentan lóbulos simples, bifidos o trifidos. Algunas especies de *Breviraja* tienen el borde posterior de la cortina nasal liso, Vg. *B. atripina* y *B. cubensis*; también *Pseudoraja fischeri* (Fig. 10 E). *Raja flavirostris* tiene cortina nasal con borde posterior festoneado (Fig. 10 B). El margen posterior del canal incurrente puede ser liso o variadamente ondulado. Así, con suaves ondulaciones en *R. lentiginosa* y profundamente festoneado en *R. garmani*; liso en *R. flavirostris* y *Pseudoraja fischeri* (Figs. 10 B y E).

Bigelow & Schroeder (1954a) describieron otro componente nasal en *Pseudoraja fischeri*, la perforación oronasal, que queda expuesta

al levantar y mover hacia la línea media la cortina nasal (Fig. 10 E, ao). Este agujero queda detrás de la narina, separado de ella por una barra de tejido firme. Este conducto se extiende hacia el interior, orientado hacia adelante y hacia la región dorsal; si se introduce una aguja, se puede llegar hasta el lado dorsal de la cabeza. Esta estructura no existe en otros géneros de Rajidae.

1.3.8. *Laminillas nictitantes*

Capape (1977) indica que ocho individuos examinados de *Raja rouxi* presentaban en las proximidades de los dos párpados, derecho e izquierdo, 16 laminillas nictitantes (Fig. 11 A), mientras que *Raja dageti* tenía 18 laminillas

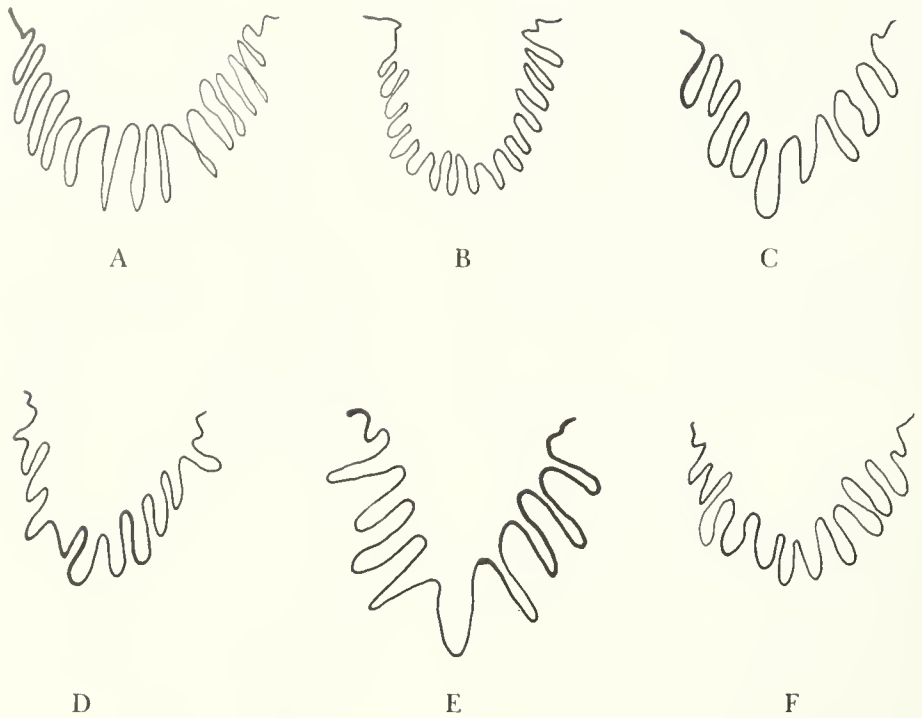


FIG. 11. "Laminillas nictitantes" en diferentes especies de rayas. A: *Raja rouxi*; B: *Raja dageti* (A y B tomados de Capape, 1977); C: *Raja radula* (tomado de Capape & Desoutter, 1979); D: *Raja polystigma* (tomado de Capape, Quignard & Kartas, 1980); E: *Raja asterias* (tomado de Capape & Desoutter, 1980); F: *Raja clavata* (tomado de Capape & Desoutter, 1981).

(Fig. 11 B), sugiriendo que este carácter podría permitir separar diferentes especies. Desde entonces, lo ha incluido en diferentes descripciones de rayas.

La nominación del componente no es afortunada, porque sugiere que se trata de partes de membranas nictitantes, que no existen en Batoidei (Bigelow & Schroeder, 1953). Se ha estudiado este carácter en *Raja montagui* Fowler, 1910. Las observaciones indican que las "laminillas nictitantes" corresponden a la porción dorsal del iris. Las Figs. 12 A y B ilustran una vista desde arriba, los ojos de esta especie, en donde el ojo izquierdo presenta la parte dorsal del iris contraída y el ojo derecho la tiene extendida con su borde pupilar festoneado. En un corte transversal del ojo se distingue esta estructura debajo de la córnea transparente (Fig. 13, ir). Según Rochon-Duvigneaud (1958), en las pupilas operculadas (que correspondería a esta situación), el esfínter está sobre todo desarrollado alrededor de las dos comisuras de la hendidura pupilar (esf.

en Fig. 12 B). Los elementos del esfínter son células musculares lisas pigmentadas de origen epitelial. El iris de muchos rajiformes es único en cuanto a la modificación de la parte superior que desciende sobre la pupila, formando el opérculo pupilar. Cuando está completamente expandido, reduce la pupila a una serie de aberturas (Gruber & Cohen, 1978).

En la observación de *R. montagui*, el iris operculado del ojo derecho tiene sus fibras radiales relajadas y el ojo izquierdo las tiene contraídas (Figs. 12 A y B), habiendo en el primer caso varias aberturas pupilares (a pup) y una sola abertura en el segundo. Esta diferencia en la contracción para un momento dado entre el ojo derecho y el izquierdo o esta falta de simultaneidad de reacción de ambos ojos ha sido observada por Gilbert (1963) en el tiburón *Carcharhinus acronotus*, y piensa que esta falta de habilidad en el ajuste de la pupila de un ojo cuando el opuesto es estimulado por la luz se encuentra también en tiburones y en la mayoría de los vertebrados de sangre fría.

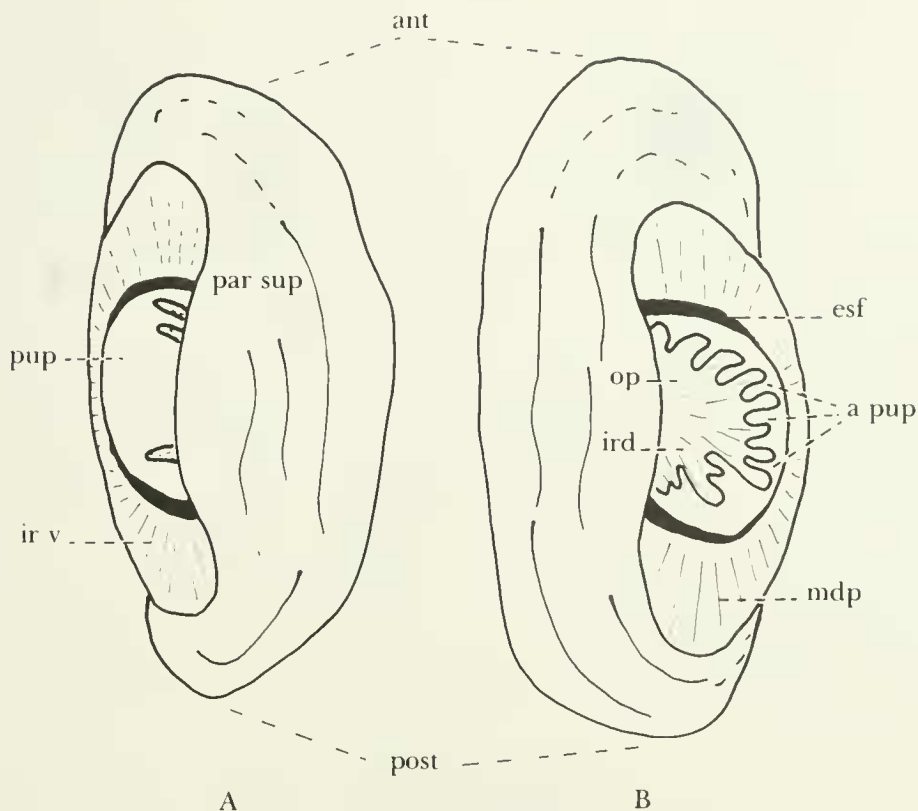


FIG. 12. Vista desde la región dorsal de los ojos de un ejemplar hembra de *Raja montagu*. A: ojo izquierdo; B: ojo derecho, ant: extremo anterior; a pup: aberturas pupilares; esf: esfínter de la pupila; ird: parte dorsal del iris; irv: parte ventral del iris; mdp: músculo dilatador de la pupila; op: opérculo del iris; par sup: párpado superior; post: extremo posterior; pup: pupila.

La membrana nictitante es un tercer párpado situado entre el párpado inferior y la córnea transparente (Figs. 14 A,B,C). Se encuen-

tra desarrollado en tiburones de la familia Carcharhinidae, Hemigaleidae y Sphyrnidae. Su movimiento depende del músculo levator palpebrae nictitantis (Gilbert, 1963).

Las "laminillas nictitantes" podrían mejor denominarse digitaciones de la pupila operculada o lóbulos o laminillas de la región dorsal del iris.

Respecto a su importancia taxonómica, se ha de tener cuidado en evaluar el grado de contracción de la musculatura radial, que eventualmente dará una imagen distinta al comparar el ojo derecho con el izquierdo (Figs. 12 A y B, pup).

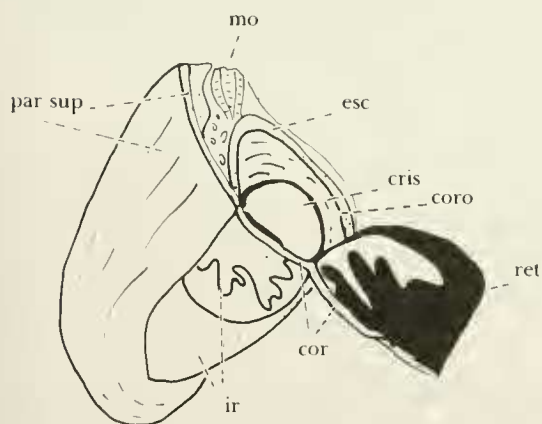


FIG. 13. Corte transversal del ojo derecho de un ejemplar hembra de *Raja montagu*. cor: córnea transparente; coro: coroides; cris: cristalino; esc: esclerótica; ir: iris; mo: músculo ocular; par sup: párpado superior; ret: retina.

1.3.9. Pliegues laterales de la región caudal

Es un pliegue longitudinal en forma de cinta que se extiende a cada lado de la región caudal en los representantes de la familia Rajidae (Bigelow & Schroeder, 1953). Se origina en las

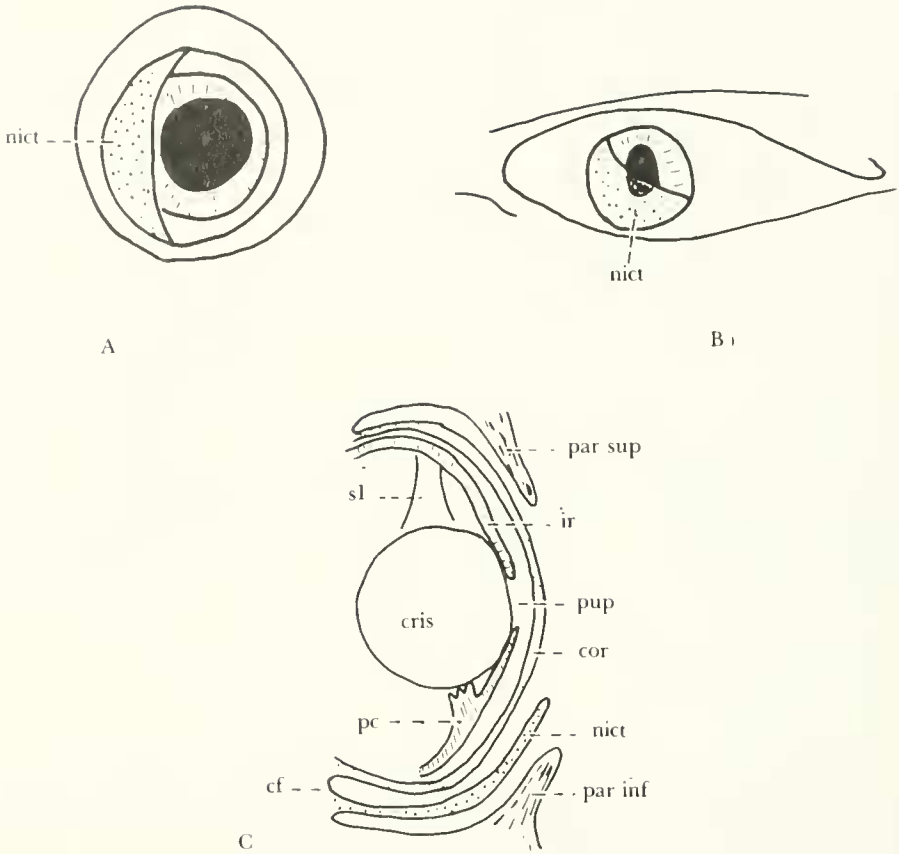


FIG. 14. Membranas nictitantes en diferentes tiburones. A: ojo de tiburón (tomado de Budker, 1971); B: ojo de pez martillo *Sphyrna lewini* (tomado de Bigelow & Schroeder, 1948-b); C: esquema de un corte transversal de un ojo de un tiburón de la familia Carcharhinidae (modificado de Gilbert, 1963). cf: fondo conjuntivo; cris: cristalino; cor: córnea transparente; ir: iris; nict: membrana nictitante; par inf: párpado inferior; par sup: párpado superior; pc: pseudocámpula; pup: pupila; sl: suspensorio del cristalino.

proximidades del borde distal del lóbulo posterior de la aleta pélvica, en forma casi imperceptible, alcanzando su ancho mayor en las

cercanías del origen de la segunda aleta dorsal y termina un poco antes del extremo posterior de la aleta caudal (Fig. 15).

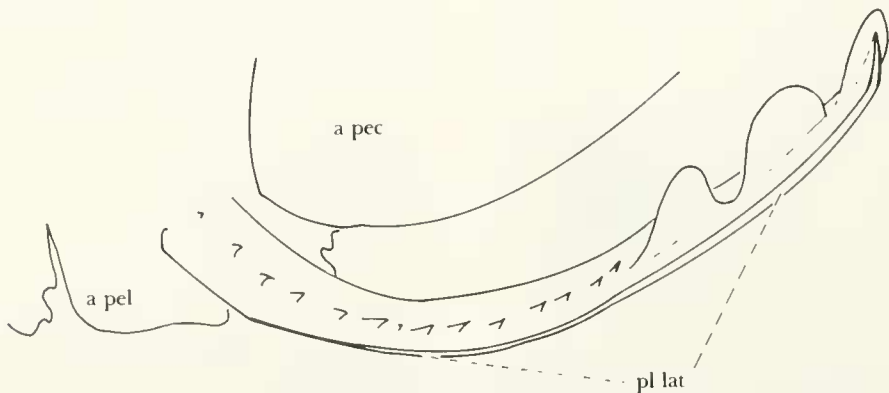


FIG. 15. Región caudal de un ejemplar macho juvenil de *Raja flavirostris* de 37 cm de LT. a pec: ángulo posterior de la aleta pectoral; a pel: lóbulo posterior de la aleta pélvica; pl lat: pliegues laterales de la región caudal.

1.4. Mediciones

La gran mayoría de los autores que han hecho revisiones de Rajidae, definen las mediciones que efectúan, habiendo concordancia en un número importante de ellas. En este estudio se indican principalmente las realizadas por De Buen (1959a), que analiza varias especies de rayas obtenidas en las costas de Chile; las de Krefft & Stehmann (1975), que describen *Raja trachyderma*, que recientemente se ha indicado para aguas del Pacífico suroriental (Leible, 1981); las de McEachran (1982), que revisa el género *Sympterygia* que habita las aguas templadas de Sudamérica; las de Bigelow & Schroeder (1953) que han hecho una extensa revisión de las rayas que bañan aguas de América del Norte y cuya metodología han seguido numerosos autores. Hubbs & Ishiyama (1968) proponen una serie de definiciones para el estudio taxonómico de las rayas que han tenido una relativa aceptación por diferentes razones.

1.4.1. Mediciones que se toman en la superficie dorsal

Longitud total (LT, Fig. 16): distancia entre el extremo anterior del rostro y el extremo posterior de la región caudal.

Envergadura (En, Fig. 16) o *ancho del disco* o *ancho máximo del disco*: distancia horizontal que mide el ancho extremo del disco entre los ángulos laterales de las aletas pectorales.

Longitud del disco (LD(1), LD(2), LD(3), Fig. 16). En LD(1) es la distancia entre la punta del rostro y el punto más posterior del ángulo posterior de la aleta pectoral (Hubbs & Ishiyama, 1968; Stehmann, com. per.). Es una medición directa entre el extremo anterior y el impreciso punto más distal del redondeado ángulo posterior de la aleta pectoral. En LD(2), la medida se toma en una línea longitudinal paralela al eje medio, que une proyecciones perpendiculares a ese eje del extremo anterior del rostro y una tangente al borde posterior del ángulo posterior de la aleta pectoral

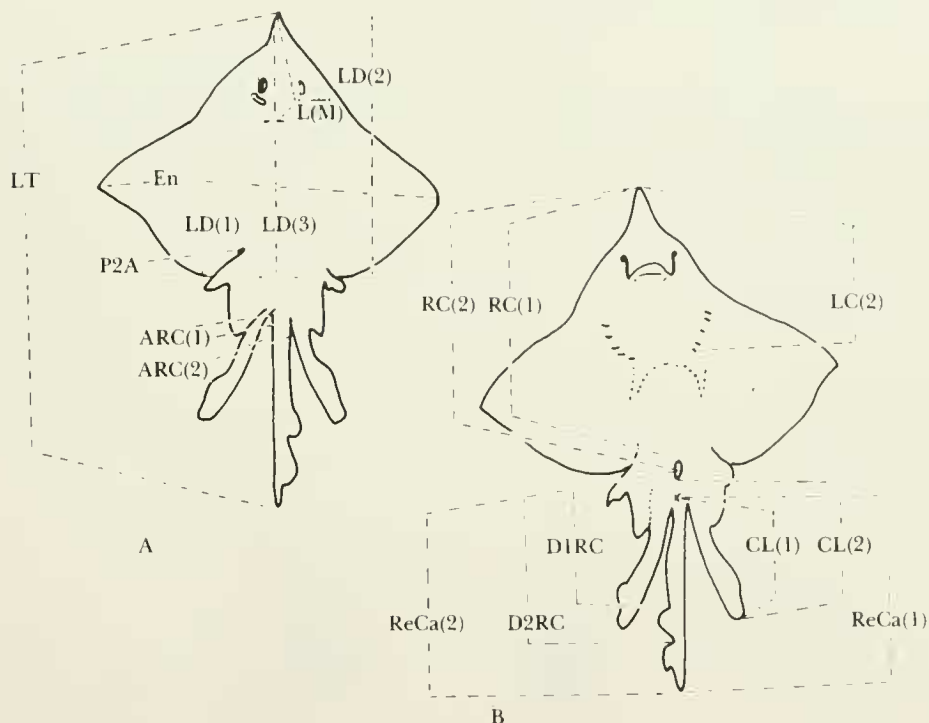


FIG. 16. *Raja flavirostris* (160480-1, macho de 950 mm LT). En vista dorsal (A) y ventral (B) se ilustran diferentes mediciones. -ARC(1), ARC(2): ancho de la cola; -C1(1), C1(2): longitud del clasper; -D1RC: longitud caudal preprimera aleta dorsal; -D2RC: longitud caudal presegunda aleta dorsal; -En: envergadura; -LC(1), LC(2): longitud de la cabeza por dorsal y ventral; -LD(1), LD(2), LD(3): longitud del disco; -LT: longitud total; -P2A: longitud del lóbulo anterior de la aleta pélvica; -RC(1), RC(2): longitud rostro-cloaca; -ReCa(1), ReCa(2): longitud de la región caudal. Nota: Cl: "clasper" corresponde al órgano copulador, o pterigópodo, o mixtopterigio, o apéndice genital.

(Bigelow & Schroeder, 1953). Aquí, se mejora la exactitud del punto posterior, pero puede cometerse alguna imprecisión en la proyección de estos extremos. En LD(3) se mide "a partir del extremo del rostro hasta el punto medio de la línea trazada entre los ángulos posteriores o punto más saliente hacia atrás de las pectorales" (De Buen, 1959a, b; Ishiyama, 1958a, 1967). Este procedimiento promedia las longitudes del lado derecho e izquierdo. En este estudio se ha optado por una medición directa, como LD(1), tanto para el lado derecho como izquierdo. Las diferencias detectadas entre ambos lados suelen ser del orden del 1% del largo del disco. Lo mismo sucede si se confrontan mediciones LD(1) realizadas por diferentes observadores (Tabla 1)

Diámetro ocular (D Oc, Fig. 17) o *longitud del globo ocular*: "mayor diámetro, más o menos longitudinal, del globo ocular, incluyendo piel que cubre el ojo, pero no el tejido suelto que lo rodea" (Hubbs & Ishiyama, 1968). Las diferencias de mediciones para un mismo observador entre el ojo derecho y el izquierdo son de 1 a 2,5% de la longitud mayor del ojo. Excepcionalmente de un 5%. Las mediciones realizadas por distintos observadores en el mismo ojo y con la misma calidad de instru-

Tabla 1
 MEDIDAS DE LA LONGITUD TOTAL (LT)
 Y LAS LONGITUDES DEL DISCO, LADO
 DERECHO (LD(1)D) E IZQUIERDO
 (LD(1)I) DE SIETE EJEMPLARES MACHOS
 DE *RAJA FLAVIROSTRIS*.
 EN CADA EJEMPLAR SE HICIERON TRES
 OBSERVACIONES (Obs. a, b, c)
 INDEPENDIENTES.
 TODAS LAS MEDIDAS EN mm.

Ejemplares	Obs.	LT	LD(1)D	LD(1)I
1	a	615	373	365
	b,c	613	373	365
2	a	610	380	
	b,c	617	382	389
3	a	650		400
	b,c	648	404	403
4	a	660		400
	b	657	397	
5	a	744		458
	b,c	744		458
6	a	745	451	
	b,c	750	459	
7	a	825	485	485
	b,c	815	491	485

mento (pie de rey) dan diferencias entre un 5 a un 25%, de la longitud mayor del ojo observado. Excepcionalmente pueden ser del 1 o del

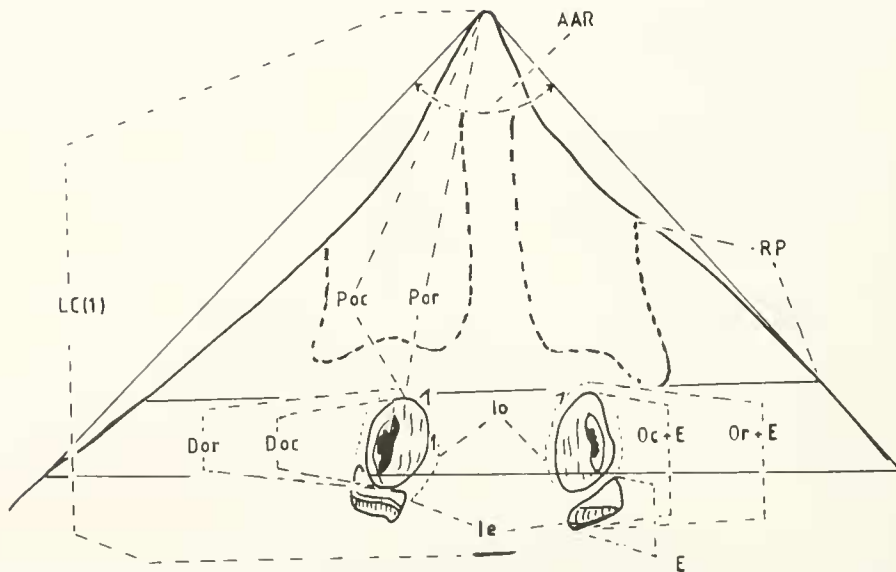


FIG. 17. Visión dorsal de la región cefálica de *Raja flavirostris* (macho juvenil de 37,5 cm LT) para ilustrar diferentes mediciones. -AAR: ángulo anterior del rostro; -DOc: diámetro ocular; -DOr: diámetro orbital; -E: longitud máxima del espiráculo; -le: distancia interespiracular; -lo: interórbita; -LC(1): longitud de la cabeza; -Oc+E: longitud del ojo más espiráculo; -Or+E: longitud de la órbita más espiráculo; -Poc: longitud preocular; -Por: longitud preorbital; -RP: extensión de los rayos pectorales anteriores.

50% (Tabla 2). Los observadores son los mismos que tomaron la longitud total y la longitud del disco (Tabla 1) que mostraron errores menores porcentualmente. Se ha de considerar esta variabilidad extrínseca al objeto mismo en las proposiciones donde este carácter tenga validez diagnóstica.

Diámetro longitudinal de la órbita (D Or, Fig. 17): diámetro longitudinal del ojo medido entre los bordes cartilagosos (Stehmann, com. per.). En este caso, se incluye el tejido suelto que rodea al ojo. Su límite anterior está muy claramente definido, pero el extremo posterior no tiene cartilago, excepto el que sostiene a la válvula espiracular que sostiene los pliegues pseudobranquiales (v. esp. en Fig. 7 y Fig. 17). Entre el borde posterior del ojo y la válvula espiracular hay un espacio ocupado por la depresión espiracular, que en la Fig. 7 es de 3 mm. Sería aconsejable que el límite

posterior correspondiera al límite del ojo en ese extremo.

Anchura de un espiráculo (E, Fig. 17) o *longitud máxima del espiráculo*: máxima amplitud desde el ángulo posterior e interno hasta el ángulo anterior y externo. Es una medida diagonal entre un eje longitudinal y uno transversal que pasen por algún punto del espiráculo. Se incluyen las depresiones anteriores y posteriores de los pliegues pseudobranquiales.

Ojo y espiráculo (Oc + E, Fig. 17): desde el borde anterior del ojo al borde posterior del espiráculo. En este carácter que incluye el borde anterior del ojo, las diferencias detectadas entre distintos observadores fluctúan entre el 2 y el 5%, de la longitud del carácter, siendo excepcionalmente del 10% (Tabla 3). Esto indicaría que la mayor fuente de variación en la medición del diámetro ocular sería la determinación de su borde posterior.

Interórbita (Io, Fig. 17): "es el menor ancho interorbital entre los bordes internos derecho e izquierdo de los globos oculares, tomado,

Tabla 2

MEDIDAS DE LA LONGITUD TOTAL (LT)
Y EL DIAMETRO OCULAR, LADO DERECHO
(DoD) E IZQUIERDO (DoI)
DE SIETE EJEMPLARES MACHOS DE
RAJA FLAVIROSTRIS. EN CADA EJEMPLAR
SE HICIERON TRES OBSERVACIONES
(Obs. a, b, c) EXCEPTO EL EJEMPLAR 6
EN QUE SE HIZO UNA CUARTA
OBSERVACION (Obs. d).
TODAS LAS MEDIDAS EN mm.

Ejemplares	Obs.	LT	DoD	DoI
1	a	615	18	19
	b	613	15,4	15,4
	c	613	17,9	
2	a	610		18,3
	b	617	22,4	21,9
	c	617	21,0	21,0
3	a	650	23	23
	b	650	22,5	
	c	648	21,0	21,5
4	a	660	20,9	
	b	657	21,0	
	c	660	20,9	
5	a	744		27
	b,c	744		25
6	a	745	18	
	b	750		21,7
	c	750	16,1	16,0
	d	750	24,0	
7	a	825	24	25,5
	b	815	29,3	29

Tabla 3

MEDIDAS DE LA LONGITUD TOTAL (LT)
Y LA DISTANCIA OJO MAS ESPIRACULO,
LADO DERECHO (Oc+ED) E IZQUIERDO
(Oc+EI) EN SIETE EJEMPLARES MACHOS
DE *RAJA FLAVIROSTRIS*.
EN CADA EJEMPLAR SE HICIERON TRES
OBSERVACIONES (Obs. a, b, c)
INDEPENDIENTES.
TODAS LAS MEDIDAS EN mm.

Ejemplares	Obs.	LT	Oc+ED	Oc+EI
1	a	615	34,0	34,0
	b	613	31,5	28,5
	c	613	34,0	
2	a	610		33,4
	b	617	37,0	37,0
	c	617	37,5	37,2
3	a	650	37,5	37,0
	b,c	648	35,0	35,0
	a	660	37,0	
4	b	657	35,0	
	c	660	37,0	
	a	744		39,0
5	b	744		39,0
	a	745	38,0	
6	b,c	750	37,5	40
	a	825	40,0	39,6
7	b,c	815	45,0	47,0

presionando ligeramente el calibrador o el compás hacia dentro (tratando de juntar sus brazos) de modo de medir el ancho, incluyendo el tejido subyacente moderadamente firme, pero no necesariamente el cartilago; corresponde groseramente al más preciso ancho interorbital medido en un cráneo limpio" (Hubbs & Ishiyama, 1968).

Preórbita (Fig. 17, Po): es la distancia entre el extremo anterior del rostro y el borde anterior de la órbita. Se puede distinguir una *longitud preocular* (Poc) o longitud rostral, que va desde el extremo anterior del rostro al margen anterior del globo ocular (Hubbs & Ishiyama, 1968) y una *longitud preorbital* (Por), cuyo extremo posterior se toma presionando ligeramente hacia adelante en el borde anterior de la órbita. La diferencia en ambas medidas en la Fig. 17 es de 1 mm.

Distancia interespiracular (Ie, Fig. 17): es la menor distancia entre los bordes internos de los espiráculos.

Longitud de la cabeza (LC(1), LC(2), Figs. 17 y 18). Hay dos versiones en la literatura de rayas sobre esta medida. LC(1), que es la distancia entre el extremo del rostro y el borde anterior de la placa vertebral, que se aprecia presionando con la uña en la línea media por detrás de los espiráculos (Hubbs & Ishiyama, 1968). Medida por el lado ventral la LC(2), es la distancia entre el extremo del rostro y el centro de la quinta hendidura branquial (Ishiyama, 1958a) o desde la punta del rostro al centro de una línea que cruza los extremos posteriores de la quinta hendidura branquial de ambos lados (Ishiyama, 1967). La superficie dorsal incluye el cráneo, sin considerar el esqueleto branquial. La faz ventral incluye en la cabeza

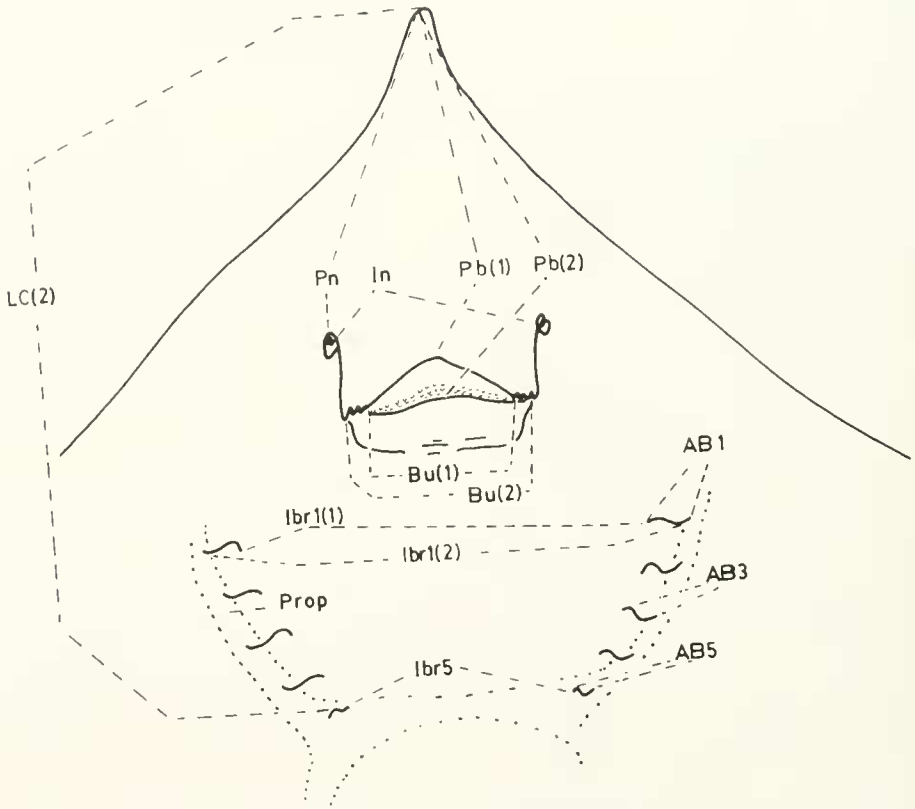


FIG. 18. Visión ventral de la región cefálica de *Raja flavivostri* (macho juvenil de 37,5 cm LT), para indicar diferentes mediciones. -AB1, AB3, AB5: amplitud de las aberturas branquiales primera, tercera y quinta; -Bu(1), Bu(2): anchura bucal; -lbr1(1), lbr1(2): espacio interbranquial de las primeras hendiduras branquiales; -lbr5: espacio interbranquial de las últimas hendiduras branquiales; -In: internasal; -LC(2): longitud de la cabeza; -Pb(1), Pb(2): longitud prebucal; -Pn: distancia prenasal; Prop: propterygio.

el esplanocráneo o esqueleto visceral, el neurocráneo y los cartílagos rostrales. Esta última definición es coherente o armónica con la que se ha propuesto para los peces óseos que es la distancia que va desde el punto más anterior del rostro al punto más distante de la membrana opercular (Hubbs & Lagler, 1964), e incluye al esqueleto branquial. La proposición de longitud de la cabeza tomada por la cara dorsal podría utilizarse para estandarizar las medidas de esa región como el diámetro ocular, ancho del espiráculo, etc., normalizadas hasta ahora en la longitud total, rostro-cloaca o envergadura.

Base de las aletas dorsales (D1 + D2, Fig. 19): medida desde la base del borde anterior de la

primera aleta dorsal hasta la base del borde posterior de la segunda aleta dorsal.

Base de la primera aleta dorsal (D1b, Fig. 19): “desde el extremo anterior de la base de la primera aleta dorsal a un punto donde la membrana de la aleta, si es normal, contacta la superficie superior de la cola” (Hubbs & Ishiyama, 1968).

Base de la segunda aleta dorsal (D2b, Fig. 19): desde el extremo anterior de la base de la segunda aleta dorsal hasta la base del extremo posterior de ella.

Altura de la primera aleta dorsal (D1h, Fig. 19): altura vertical desde la superficie dorsal de la región caudal hasta el punto más elevado de la primera aleta dorsal.

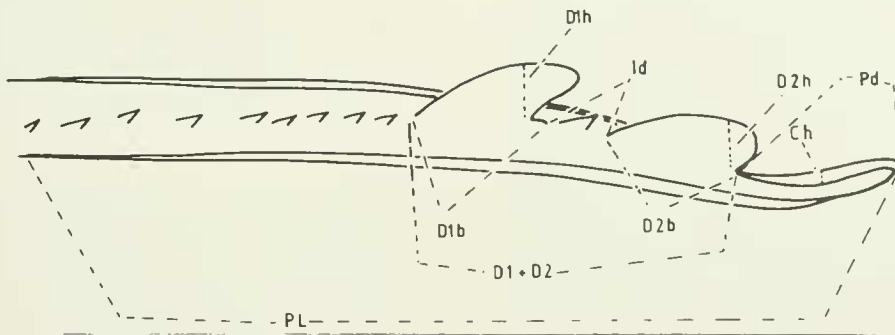


FIG. 19. Visión dorsal de la región caudal de *Raja flavirostris* (hembra de 49 cm LT), en donde se indican diferentes mediciones. -Ch: altura de la aleta caudal; -D1B: base de la primera aleta dorsal; -D1h: altura de la primera aleta dorsal; -D1+D2: base de las aletas dorsales; -D2b: base de la segunda aleta dorsal; -D2h: altura de la segunda aleta dorsal; -Id: espacio interdorsal; -Pd: longitud postdorsal; -Pl: longitud del pliegue lateral.

Altura de la segunda aleta dorsal (D2h, Fig. 19): altura vertical desde la superficie dorsal de la región caudal hasta el punto más elevado de la segunda aleta dorsal.

Altura de la aleta caudal (Ch, Fig. 19): altura máxima de la aleta caudal medida verticalmente desde la superficie dorsal de la región caudal.

Espacio interdorsal (Id, Fig. 19): espacio que queda entre el extremo posterior de la primera aleta dorsal y el extremo anterior de la segunda aleta dorsal; ambos puntos en su unión con la superficie dorsal de la región caudal.

Longitud postdorsal (Pd, Fig. 19): distancia que va desde el extremo posterior de la segunda aleta dorsal, en su unión con la superficie

dorsal de la región caudal hasta el punto más posterior en la aleta caudal.

Longitud del pliegue lateral (PL, Fig. 19): desde el extremo anterior, de límites imprecisos por pérdida gradual del ancho del pliegue, en la superficie lateral de la región caudal, hasta su extremo posterior más detectable.

Angulo anterior del rostro (AAR, Fig. 17): su vértice es el extremo anterior del rostro y sus lados cortan a una línea transversal que pasa por delante de los espiráculos, llegando hasta los bordes anteriores, derecho e izquierdo de la aleta pectoral. Esta medida debe tomarse en machos y hembras.

Extensión de los rayos pectorales (RP, Fig. 17): es la distancia a que llegan los rayos pectorales del extremo anterior del rostro, principal-

mente en especies del género *Raja*. Se mide en el borde anterior de la aleta pectoral y desde el punto donde toca la proyección de una línea transversal que pasa por delante de las órbitas. En la Fig. 17, la extensión es un 50% ó 1/2 de la distancia desde el nivel indicado.

1.4.2. *Mediciones que se toman en la superficie ventral*

Rostro a cloaca (RC(1), RC(2), Fig. 16): En RC(1), es la distancia desde el extremo anterior hasta el borde proximal de la abertura cloacal (De Buen, 1959a y b). En RC(2), es la distancia desde la punta del rostro al punto medio de la cloaca (Bigelow & Schroeder, 1953; Krefft & Stehmann, 1975).

Región caudal (ReCa(1), ReCa(2), Fig. 16): En ReCa(1) la medición se toma desde el punto medio de la línea imaginaria trazada entre las terminaciones de la base de ambas aletas ventrales, hasta la extremidad de la región caudal (De Buen, 1959a, b). Una definición distinta, pero que operacionalmente funciona igual que ReCa(1) es la de Hubbs & Ishiyama (1968): desde el levantamiento o pliegue del tubérculo de la primera o segunda espina hemal hasta la punta de la cola. La posición de la espina hemal de la primera o segunda vértebra se localiza a una corta distancia por detrás de la cloaca; este tubérculo puede generalmente sentirse con la uña, y con ella marcar un pliegue donde se ubica el extremo de un compás o de un pie de metro. ReCa(2), es la distancia desde el centro de la cloaca hasta la punta de la cola (Bigelow & Schroeder, 1953; Krefft & Stehmann, 1975). ReCa(1) medida desde la primera o segunda espina hemal se corresponde exactamente con la región caudal. Eventualmente podría haber incertidumbre sobre la localización del tubérculo. ReCa(2) es más exacta probablemente en su medición, siendo su medida algo mayor que la región caudal propiamente tal. En la Tabla 4 se indican los valores obtenidos por diferentes observadores de ReCa(1) según la definición de Hubbs & Ishiyama (1968) habiendo entre una y otra observación errores de 1 a 2% de la longitud del carácter, equivalente a los errores detectados en la longitud del disco del mismo lado, medida por los mismos observadores.

Longitud caudal preprimera dorsal (DIRC,

Tabla 4
MEDIDAS DE LA LONGITUD TOTAL (LT) Y LA REGION CAUDAL (ReCa(1)) EN SIETE EJEMPLARES MACHOS DE *RAJA FLAVIROSTRIS*. EN CADA EJEMPLAR SE HICIERON TRES OBSERVACIONES (Obs. a, b, c) INDEPENDIENTES. TODAS LAS MEDIDAS EN mm.

Ejemplares	Obs.	LT	ReCa(1)
1	a	615	263
	b,c	613	260
2	a	610	245
	b,c	617	250
3	a	650	265
	b,c	648	273
4	a,c	660	260
	b	657	263
5	a	744	288
	b,c	744	293
6	a	745	305
	b,c	750	305
7	a	825	343
	b,c	815	338

Fig. 16): distancia que va desde la mitad del ano hasta el inicio de la primera aleta dorsal.

Longitud caudal presegunda dorsal (D2RC, Fig. 16): medida entre la mitad del ano y el inicio de la segunda aleta dorsal.

Prenasal (Pn, Fig. 18): menor distancia medida desde la punta del rostro hasta el punto más anterior del borde anterior de la abertura nasal o narina.

Internasal (In, Fig. 18): menor distancia entre las aberturas nasales, medida entre sus márgenes internos. Hubbs & Ishiyama (1968) la definen como la menor distancia entre las narinas, tomada a los lados de la cortina nasal.

Prebucal (Pb(1), Pb(2), Fig. 18): Pb(1) es la longitud del rostro por delante de la boca, que va desde el extremo del rostro hasta el nivel del istmo de la cortina nasal (Stehmann, hoja de medición, com. pers.; Hulley, 1970, Fig. 1). Pb(2), se mide desde el extremo del rostro hasta la hendidura bucal tomada en la línea media cuando la boca está cerrada en posición normal, es decir, cuando las mandíbulas superior e inferior están en contacto (Hubbs & Ishiyama, 1968). Otra definición (Pb(3), no ilustrada, es la medida entre el extremo del rostro y el borde de la mandíbula superior, sin contar la banda dentaria (De Buen, 1959a y b,

Ishiyama, 1952). Es una medida intermedia entre Pb(1) y Pb(2).

Anchura bucal (Bu(1), Bu(2), Fig. 18): Bu(1), según Hubbs & Ishiyama (1968), es la mayor dimensión tomada a través de la banda de dientes de la mandíbula superior. Bu(2), es la máxima amplitud horizontal de la abertura de la boca (De Buen, 1959 a); Stehmann, hoja de medición, indica que es el ancho de la boca entre los ángulos externos carnosos.

Longitud de la cabeza. Ver esta definición en las mediciones en la superficie dorsal.

Espacio interbranquial de las primeras hendiduras branquiales (Ibrl(1), Ibrl(2), Fig. 18): Ibrl(1) es la distancia mínima entre los orificios branquiales simétricos o la distancia mínima entre sus extremos internos (De Buen, 1959a; Bigelow & Schroeder, 1953; Stehmann, hoja de medición). Ibrl(2), es la mayor distancia entre los extremos externos de las primeras hendiduras branquiales (Hubbs & Ishiyama, 1968). Consideran estos autores que esa mayor distancia es más precisa por encontrarse en las proximidades del borde interno del cartílago propterygio subyacente.

Espacio interbranquial de las últimas hendiduras branquiales (Ibr5, Fig. 18): distancia mínima entre los extremos o ángulos internos del quinto par de hendiduras branquiales.

Amplitud de las hendiduras branquiales primera, tercera y quinta (AB1, AB3, AB5, Fig. 18): máxima abertura interna de la primera, tercera y quinta hendiduras branquiales.

Ancho de la cola (ARC(1), ARC(2), Fig. 16): ARC(1) se mide en una línea transversal que une las axilas de las aletas pélvicas (McEachran, 1982). ARC(2), se mide en la línea que une los márgenes más distales de las aletas pélvicas a través de la cola, no incluyendo ni agujijones ni espinulas, ni pliegues laterales (Hubbs & Ishiyama, 1968).

Longitud del lóbulo anterior de la aleta pélvica (P2A, Fig. 16): se mide en el margen anterior del lóbulo proximal de la aleta pélvica. El extremo rostral e interno es el punto de unión con la aleta pectoral. McEachran & Stehmann (1984) proponen medir esta longitud entre el margen proximolateral del proceso prepélvico izquierdo, que puede ser sentido externamente, hasta la punta posterior del lóbulo. Stehmann (1985) propone medir desde el punto donde articula el lóbulo anterior de la

aleta pélvica, considerando el primer radio que articula con el tubérculo iliaco, hasta el extremo libre del lóbulo. Considera que en ejemplares grandes es inseguro encontrar por palpación el margen próximo lateral del proceso prepélvico.

Longitud del lóbulo posterior de la aleta pélvica: se mide entre el margen próximo lateral del proceso prepélvico izquierdo hasta el extremo posterior del lóbulo, o desde el punto de articulación del radio anterior de la aleta a la cintura pélvica, hasta el extremo posterior de ella.

Longitud del órgano copulador (C1(1), C1(2), Fig. 16): C1(1) se mide desde la punta de la espina hemal hasta el extremo posterior del mixopterigio. El extremo de la espina hemal corresponde al tubérculo cartilaginoso subyacente (primera o segunda espina hemal), localizado a corta distancia, por detrás de la cloaca (Hubbs & Ishiyama, 1968). C1(2), se mide desde detrás del borde posterior del ano, hasta la punta posterior del pterigópodo (Kreff & Stehmann, 1975). Una tercera proposición es la de Ishiyama (1958a, 1967), que considera la longitud del apéndice genital, como la distancia desde el extremo posterior o distal de él hasta el punto de emergencia del órgano entre la región caudal y la aleta pélvica.

1.5. Proporciones

Son las relaciones que se establecen entre dos variables continuas medidas en un mismo individuo y que se expresan de diferentes maneras. Un modo es indicar las veces que cabe una estructura en otra. Así, el diámetro ocular cabe 2,7 veces en la interórbita en un ejemplar macho adulto de *Sympterygia lima*, mientras que en *Psammobatis scobina*, el diámetro ocular cabe 1,1 veces en la interórbita. El ojo en el primer caso es mucho más pequeño, cupiendo más veces en la interórbita. Esta relación es utilizada entre otros caracteres para separar estas especies. Otros autores prefieren dividir el menor valor por el más grande y el resultado multiplicarlo por 100. En el ejemplo utilizado la proporción es:

$$P: \text{diámetro ocular} \times 100 / \text{Interórbita}$$

y sus valores son para *S. lima*: 37,4 y para *P. scobina*: 91. La ventaja de este segundo proce-

dimiento es que se obtienen valores numéricos, pudiendo estudiarse la distribución de esa relación en una muestra de individuos de ambas especies. Así, en una muestra de machos y hembras de ambas especies los valores para *S. lima* dieron: 32 a 41 y para *P. scobina* 64 a 100 (Leible, 1970) no habiendo sobreposición en la distribución y valorándose esta relación como carácter diagnóstico para la identificación de esas especies. Un paso más adelante en el estudio de las proporciones ha sido la búsqueda de una medida patrón o estándar, a la que se deriven las mediciones directas, obteniéndose valores atenuados en su variación y que pueden compararse entre diferentes especies. Al transformarse en un procedimiento rutinario en las descripciones es posible comparar mayor número de especies afines. De Buen (1959a, b, 1960) expresa las medidas de Rajidae en función de la longitud rostro-cloaca, excluyendo la región caudal con sus posibles variaciones diferenciales en relación con el tamaño. Clark (1926) indica que la posición de la cloaca da una aproximación de las proporciones relativas de las longitudes del cuerpo y de la cola, y que es útil en algunos casos como un carácter adicional para la identificación específica. Ishiyama (1958a) propone utilizar el ancho del disco como longitud estándar en lugar de la longitud total. Demuestra que el ancho del disco crece con una tendencia más simple con la edad en *Raja kenoei* que la longitud total que muestra una curva compleja en el crecimiento. Este mejor ajuste entre edad y ancho del disco es probable que esté relacionado con un incremento monosimétrico de las aletas pectorales, que se utilizan en la locomoción. Hubbs & Ishiyama (1968) proponen el ancho del disco como base para expresar las dimensiones de diferentes partes del cuerpo, indicando que aunque miden la longitud total, no la usan como medida estándar porque el crecimiento de la cola tiene un crecimiento alométrico negativo y está frecuentemente dañada en los especímenes. Hulley (1970) estudió la variación de diferentes mediciones y encontró que había una mucho mayor variación para cada medida (excepto la longitud del disco) cuando se usaba el ancho del disco como patrón de medida que cuando utilizaba la longitud total.

La gran mayoría de los trabajos de taxono-

mía de Rajidae estandarizan sus medidas en función de la longitud total.

2. ORGANOS COPULADORES O MIXOPTERIGIOS

2.1. Generalidades

Todos los elasmobranquios recientes tienen fecundación interna, utilizando los machos órganos copuladores para el transporte de los espermatozoides hasta las cercanías del óvulo. Se les ha denominado de diferentes formas en la literatura especializada: Organos copuladores (Huber, 1901; Lozano Rey, 1928; De Buen, 1959a); apéndices genitales (Jungersen, 1899; Marini, 1928); mixopterigios (White, 1937; Ishiyama, 1958a, Bertin, 1958b; Hulley, 1966; Menni, 1971, 1972a y b, 1973); pterigópodos (Petri, 1878; Capape, 1977; Capape & Desoutter, 1978, 1980, 1981, 1982); "claspers" (ver los trabajos de Ishiyama, Hulley, Stehmann, McEachran, Leigh-Sharpe).

Se originan a partir de los elementos basales (basipterigios) de la aleta pélvica. Estos se prolongan posteriormente, formando un cilindro esquelético, estructura de sostén del "clasper" (Leigh-Sharpe, 1922). Se han descrito dos mecanismos de erección. En *Raja circularis* hay un soporte esquelético mínimo, asociado a una gran cantidad de tejido eréctil (Leigh-Sharpe, 1920). Un ejemplar de esta especie, cogido inmediatamente después de la cópula, presentaba una dilatación de cuatro veces su tamaño natural. En *Raja clavata* interviene en la erección la contracción de los músculos del órgano, que provocan el despliegue de los bordes del tallo del pterigópodo y la protrusión de las estructuras de su parte terminal (Leigh-Sharpe, 1922).

Diferentes autores han señalado la importancia de los mixopterigios en la taxonomía de los Rajidae. Petri (1878) describe la forma y cantidad de cartilagos del pterigópodo y la morfología muscular de tres Rajidae: *Raja clavata*, *R. miraletus* y *R. schultzi* (:*R. asterias*), distinguiendo la familia Rajidae de los géneros *Torpedo*, *Scyllium* y *Acanthias*, por la cantidad de cartilagos "primarios" y "secundarios". Jungersen (1899) detalla los apéndices genitales de diferentes especies de tiburones, rayas y quimeras, reseñando su morfología externa, esquelética y muscular. Da cuenta de seis espe-

cies de Rajidae del género *Raja*, señalando que ellas muestran grandes diferencias que pueden fácilmente ser usadas con valor diagnóstico. Sus conclusiones generales son que encuentra una fuerte variación morfológica en todos los selacios estudiados, especialmente en la conformación esquelética, siendo ella diferente de género a género y aun de especie a especie. Huber (1901) analiza la distribución cartilaginosa de los elementos basales de los órganos copuladores de 32 especies de Chondrichthyes, incluyendo tres especies de Rajidae, *Raja batis*, *R. clavata* y *R. schultzei* (:*R. asterias*). Clasifica aquellas especies en cuatro grupos, considerando la conformación de la musculatura del órgano, el saco glandular, los cartilagos del tallo y la morfología externa. Leigh-Sharpe (1926a) señala que, después de analizar una gran cantidad de “claspers”, queda suficientemente probado que es posible distinguir géneros y a veces especies de elasmobranchios, incluidas muchas rayas, utilizando la morfología externa de esta estructura y que con toda seguridad será usada en el futuro para propósitos de identificación. Ishiyama (1958a), estudiando las rayas que habitan aguas del Japón, concluye que por estudios comparados de las características externas e internas de los mixopterigios de esas especies, es posible identificarlas a todas ellas, sin excepción. A igual conclusión llega Hulley (1966, 1970, 1972a) definiendo las rayas del Atlántico suroriental. Stehmann (1970), en su revisión de las rayas del Atlántico nororiental, considera que, en general, los distintivos externos de la punta del órgano copulador presentan buenos y seguros elementos de juicio para la definición de una especie. También en diferentes revisiones genéricas de Rajidae se considera la morfología de los pterigópodos para la identificación específica (McEachran, 1982, 1983; McEachran & Compagno, 1979, 1980, 1982).

Leigh-Sharpe (1924) propone una clasificación subgenérica (a los que llamó “pseudogenera”), distinguiendo nueve subgéneros que son: *Alpharaia*, *Betaraia*, *Gammaraia*, *Deltaraia*, *Epsilonia*, *Zetaraia*, *Etaraiia*, *Thetaraia*, *Iotaraia*. Posteriormente en 1926 incorpora un nuevo subgénero, *Kapparaia*. Todas estas categorías taxonómicas se diferencian por características de los apéndices genitales. Jordan

(1925) considera que estos grupos o “pseudogenera” tienen validez subgenérica, porque tienen asignado un nombre, un tipo y se señalan las especies que se incluyen en cada grupo. Ishiyama (1958a) investiga la morfología de 23 especies de rayas del Pacífico noroccidental, reconociendo 13 tipos distintos de acuerdo a la estructura de los mixopterigios. En el género *Breviraja* Bigelow & Schroeder, 1948 (:*Bathyraja* Ishiyama & Hubbs, 1968), separa tres subgéneros: *Notoraja*, con mixopterigios tipo 3; *Bathyraja*, con tipos 4 a 6 y *Arctoraja*, tipo 7. En el género *Raja*, discierne los subgéneros *Okamejei*, con órganos copuladores tipos 8 a 10, y *Tengujei*, con tipos 11 a 13. Stehmann (1970) ordena las rayas del Atlántico nororiental en dos géneros, *Raja* Linnaeus, 1758 y *Bathyraja* Ishiyama & Hubbs, 1968. El género *Raja* lo divide en seis subgéneros, utilizando características del “clasper”: 1. Subgénero *Raja* Linnaeus, 1758. Sinonimia: *Betaraia* Leigh-Sharpe, 1924. 2. Subgénero *Dipturus* Rafinesque, 1810. Sinonimia: *Gammaraia* Leigh-Sharpe, 1924; *Tengujei* Ishiyama, 1958. 3. Subgénero *Leucoraja* Malm, 1877. 4. Subgénero *Amblyraja* Malm, 1877. 5. Subgénero *Rajella* Stehmann, 1970. 6. Subgénero *Malacoraja* Stehmann, 1970 (estructura de los apéndices genitales descritos en Hulley & Stehmann, 1977).

En resumen, en los últimos 50 años se ha utilizado cada vez con más frecuencia la morfología de los pterigópodos con propósitos de identificación y de clasificación de las especies de rayas. La definición de los componentes externos y esqueléticos ha sufrido modificaciones importantes desde los primeros estudios descriptivos de Gegenbaur (1870) hasta nuestros días. Leigh-Sharpe, entre 1920 y 1926, expone una gran cantidad de términos que ubica en el tallo y la punta de la parte externa del mixopterigio, estableciendo homologías de componentes externos, que tienen igual posición y forma en diferentes especies de tiburones, rayas y quimeras. Algunos términos, creados en 1920, como “rhipidion”, expansión distal en forma de abanico, cuya función es distribuir el líquido seminal de una manera radiada, más desarrollado en rayas que en tiburones, es modificado posteriormente en 1924, distinguiendo un “cover rhipidion” con iguales características, presente en

Scyllium catulus (:*Scyliorhinus stellaris*) y sus congéneres y "true rhipidion", también en forma de abanico, pero con abundante irrigación sanguínea, presente en *Raja circularis*, *Galeus vulgaris* (:*Galeorhinus galeus*). Otro componente como "slit", que es una cavidad o hendidura longitudinal, resultó demasiado general para una clasificación de abertura que se desarrollan en posición dorsal o ventral, superficie externa o interna. Sus imprecisiones probablemente guardan relación con sus definiciones de estructuras por posición y forma, sin conexión de ellas con elementos esqueléticos subyacentes. Ishiyama (1958a) aplicó los conceptos de Leigh-Sharpe a las rayas del Pacífico noroccidental, y los complementó, indicando sus asociaciones con los cartílagos soportantes. Stehmann (1970) ocupa igual metodología en las rayas del Atlántico nororiental, revisando muchas especies tratadas por Leigh-Sharpe. Objetiva que los vínculos de los elementos externos con los del esqueleto ofrecen una amplia seguridad para el reconocimiento de las estructuras superficiales del órgano copulador. También enfatiza la importancia de una terminología uniforme para las distintas partes de la punta del "clasper", ya que parecen importantes para una determinación de diferentes especies e incluso géneros de rayas.

Actualmente se conocen más de 30 componentes en la parte externa de los mixopterigios y más de 12 cartílagos en el esqueleto. Algunos de estos términos son los propuestos por Leigh-Sharpe, otros por Ishiyama, Hulley, Stehmann, McEachran y Capape. Stehmann (1970), considerando el gran número de elementos y las dificultades para la determinación de ellos, propone que la nomenclatura de la morfología externa se mantenga en el idioma inglés, para evitar aumentar el número de términos sin que se incremente la cantidad de estructuras. En sus trabajos publicados en alemán utiliza la terminología inglesa para referirse a ellos. En este estudio se utilizará igual criterio. Capape & Desoutter (1978) han considerado necesario hacer una traducción al francés de la lista de partes de la superficie externa del pterigópodo. Así, "shield" es "bouclier", "funnel, entonnoir"; "spike, pointe", etc. En caso de dudas interpretativas sobre algún componente, habrá que traducirlo al inglés y posteriormente eva-

luar la proposición. Por ejemplo, Capape & Desoutter (1980) indican que *Raja asterias* presenta "pont terminal (ptr)", que se localiza a lo largo del borde posterior del cartílago marginal ventral. Según estos autores, sería la traducción de "terminal bridge". Sin embargo, este último elemento siempre está en la superficie dorsal, y siempre une dos cartílagos, uno de los cuales es el cartílago axial (Ishiyama, 1958a; Hulley, 1966, 1972; Stehmann, 1970, 1971). En esa posición se sitúan los cartílagos accesorios. Según se verá en el capítulo de descripciones de estas estructuras, hay bastantes dificultades para determinarlas con exactitud, usando un solo nombre para cada una de ellas.

2.2. Morfología externa

2.2.1. Generalidades

La Fig. 20 ilustra una vista de la cara dorsal y ventral de los mixopterigios de *Raja trachyderma*. Son cilindros o canales alargados, y a veces aplastados dorsoventralmente. Se forman a partir de los elementos basales del lóbulo posterior de la aleta pélvica (LPP2). Su coloración sigue el diseño y tonalidad del disco en las superficies dorsal y ventral. Esta especie tiene espinulas (es) en la faz dorsal y ventral, siendo lisa en las otras especies consideradas en este trabajo. Se reconocen una región proximal, tubular, el tubo del apéndice genital, tallo o "clasper groove" (CG) y una parte terminal (PT), que en estado de erección se abre y extiende su armadura, siendo generalmente abultada. El tallo es un canal, con sus bordes muy juntos, situados en el margen externo del órgano, con una abertura anterior o apopilo (A) y otra posterior o hipopilo (H). El soporte esquelético del tubo está formado por los cartílagos axial, marginal dorsal y marginal ventral (McEachran & Stehmann, 1977). El apopilo se dispone entre los orígenes de los cartílagos marginal dorsal y ventral (Hulley, 1969). Capape & Desoutter (1978) traducen "clasper groove" como "gouttière spermatique", pero proponen una definición distinta: es un canal posterior al hipopilo, visible exteriormente por una hendidura que se agranda en la porción terminal de *Raja radula*. Leigh-Sharpe (1920) plantea que "clasper groove or tube" queda entre el apopilo o entrada anterior y el

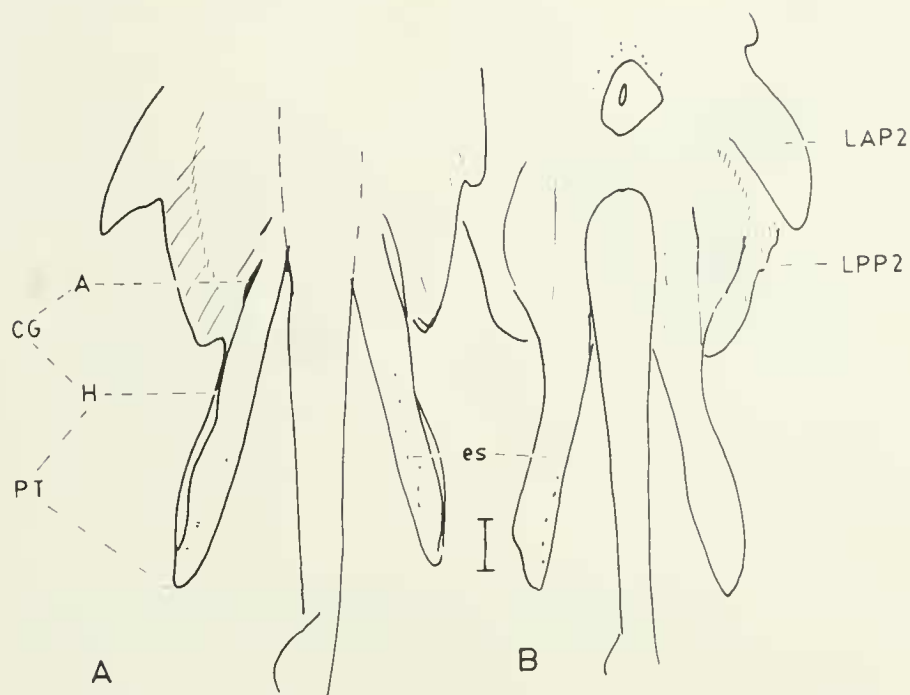


FIG. 20. Visión de la superficie dorsal (A) y ventral (B) de las aletas pélvicas y mixopterigios de *Raja trachyderma* (macho de 1,85 m LT, 270779). La medida indica 5 cm. -A: apopilo; -CG: "clasper groove" o tubo o tallo; -es: espinulas; -H: hipopilo; -LAP2: lóbulo anterior de la aleta pélvica; -LPP2: lóbulo posterior de la aleta pélvica; -PT: parte terminal o glándula.

hipopilo o salida distal. Igual planteamiento se encuentra en Hulley, 1972a: 30 y en McEachran & Stehmann, 1977:22. Capape & Desoutter deben redefinir "gouttière spermatique" o cambiar la traducción por otro componente.

La Fig. 21 enseña dos vistas de la cara ventral de las aletas pélvicas y órganos copuladores de un macho de *Raja flavivostriis*, exponiéndose el "sifón del clasper" (CIS), que es un saco muscular (SS), con una glándula en su interior (GC1). El sifón se localiza en la superficie ventral del lóbulo posterior de la aleta pélvica (LPP2). Comunica con el apopilo por medio de un canal (CC) o conducto del sifón. Leigh-Sharp (1920), observando esta estructura en *Raja circularis*, pensó que sus fuertes paredes musculares podrían servir para inyectar la secreción de la glándula al mixopterygio, Friedman (1935), experimentando con *Raja stabuliforis* (:*R. Laevis*), observó que estimulando eléctricamente las raíces ventrales de los nervios espinales 47, 48 y 49, la glándula se

contrae segmentariamente, produciendo un líquido viscoso y la contracción del sifón muscular envía esta secreción con tremenda velocidad al pterigópodo por el conducto del sifón.

En el momento de la cópula, los apéndices genitales se dirigen hacia adelante, giran de afuera hacia adentro, de modo que el surco del tallo queda en las proximidades de los conductos espermáticos (Garman, 1875, comentando observaciones de Louis Agassiz en la Academia de Cambridge en 1872). Friedman (1935), estimulando las raíces ventrales de los nervios espinales 50 a 54 causaba erección de los órganos copuladores y en varias ocasiones éstos se entrecruzaban como dos espadas que forman una letra X, y el apopilo se ensanchaba. Esto último, unido a la aproximación a la cloaca, permitiría que los espermatozoides pasen al cabo proximal del mixopterygio. La contracción del sifón enviará el fluido al tubo del pterigópodo, arrastrando los espermatozoides al extremo distal de él.

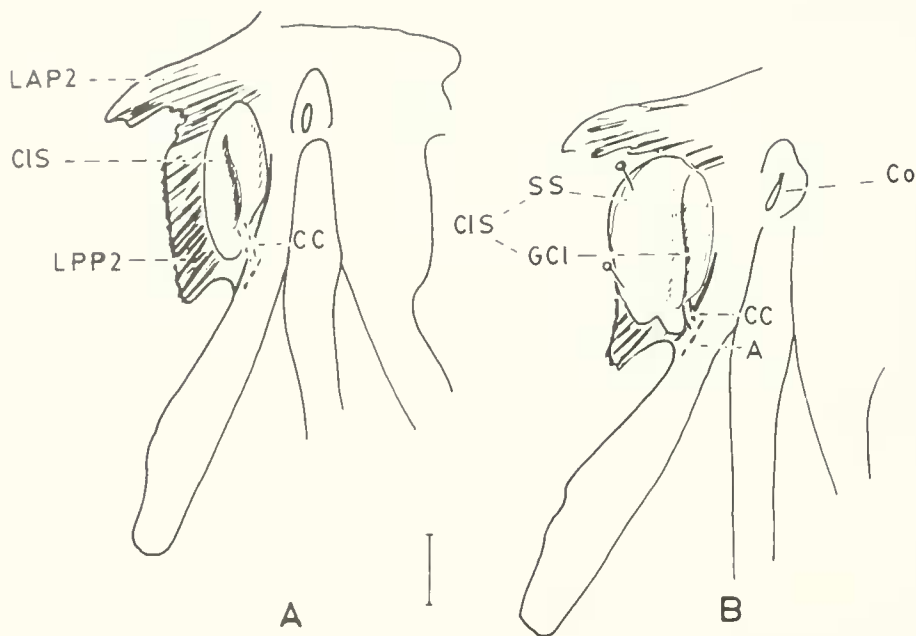


FIG. 21. Visión de la cara ventral de las aletas pélvicas y pterigópodos de un ejemplar macho de *Raja flavirostris*. La medida indica 5 cm. A: se ha extraído la piel de la extensión ventral de la aleta pélvica derecha, para exponer el sifón del órgano copulador. B: se ha hecho una incisión longitudinal en la faz ventral del sifón y se ha desplazado la musculatura de él hacia afuera para mostrar la glándula del sifón. -A: Proyección del apófilo situado en el plano dorsal del mixopterigio; -CC: "clasper canal or groove" de Ishiyama, o "siphon tube" de Leigh-Sharpe o conducto del sifón de Friedman; -Co: cloaca; -CIS: sifón; -GCI: glándula del sifón; -LAP2: lóbulo anterior de la aleta pélvica; -LPP2: lóbulo posterior de la aleta pélvica; -SS: pared muscular.

2.2.2. Componentes del lóbulo dorsal del glande o punta del mixopterigio

(1) *cleft*. Propuesto por Stehmann, 1970:83.

Hendidura longitudinal y estrecha, de profundidad variable, cuya consistencia no es membranosa. Se localiza en la cara interna del lóbulo dorsal entre los cartílagos axial o el dorsal marginal y cualquier otro cartilago dorsal terminal, excepto el cartilago dorsal terminal 1.

La Fig. 22 ilustra el "cleft" (cf) proximal y distal en *Raja trachyderma*, que quedan el primero entre el cartilago axial (ax) y la parte terminal del cartilago dorsal marginal (dmg), y el distal entre los cartílagos dT2 y dT3. Es doble en *R. batis*, *R. pullopunctata* (Stehmann, 1970; Hulley, 1972a). Según estos autores, está ausente en *Bathyraja spinicauda*, *B. pallida*, *B. smithi*, *Anacanthobatis americanus*, *Rhinobatos annulatus* y en algunas especies del género *Raja* como *R. oxyrinchus*, *R. nidarosiensis*, *R. undula-*

ta. Capape & Desoutter (1978) nominan a este elemento "cle" ampliando la definición anterior, indicando que a veces también interviene el cartilago dorsal terminal 1, no señalando en qué especies se presenta esta situación.

(2) *dermal denticles*. Propuesto por Hulley, 1972a:23.

Son denticulos dérmicos presentes en el borde externo del lóbulo dorsal, distribuidos muy juntos o separados.

Muestra su presencia en *Rhinobatos annulatus*, *Raja confundens*, *R. leopardus* y *R. wallacei*. En *Cruriraja triangularis* indica su presencia en el lóbulo ventral. En la Fig. 22 (dd) y en la Fig. 20 (es) se observan los denticulos dérmicos (dd) o espínulas (es) de *Raja trachyderma* dispersos en gran parte de las superficies dorsal y ventral del pterigópodo. Ishiyama (1958a), describe las "scale", pequeñas escamas placoides desarrolladas en el borde dorsal del "ridge", estructura formada a partir del cartilago dorsal terminal 2 (Fig. 23). Las "scale"

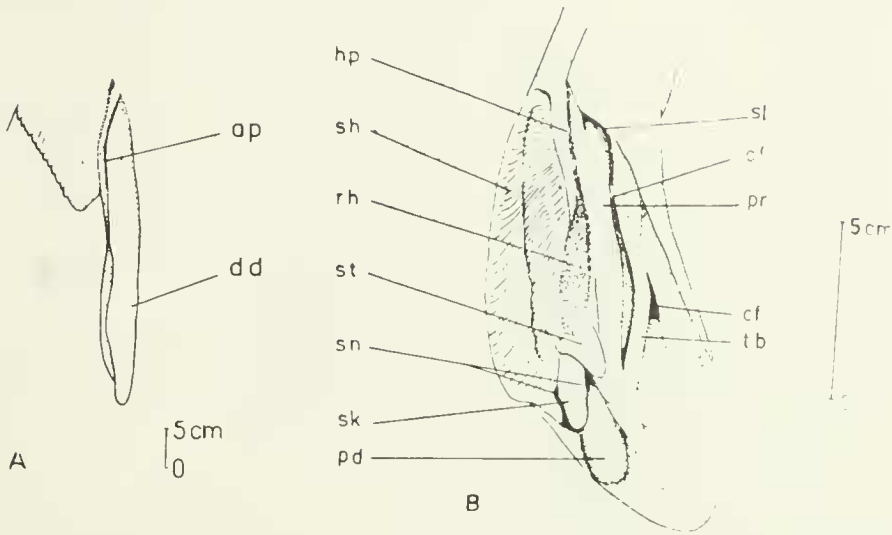


FIG. 22. Mixopterygios izquierdos de *Raja trachyderma* (macho de 1,85 m LT, 270779). A: vista de la superficie dorsal. B: ampliación de la parte terminal abierta por levantamiento del lóbulo dorsal. -ap: apophilo; -cf: "cleft"; -dd: denticulos dérmicos; -hp: hipopilo; -pd: "pad"; -pr: "pseudorhipidion"; -rh: "rhypidion"; -sh: "shield"; -sk: "spike"; -sl: "slit"; -sn: "sentina"; -st: "sentinel"; -tb: "terminal bridge".

están en consecuencia a la cara dorsal e interna del órgano copulador y probablemente no son homólogos a los "dermal denticles".

(3) *external groove*. Propuesto por McEachran & Stehmann, 1977:22.

Hendidura longitudinal que recorre el lado dorsal del glande, próxima al borde externo, formada por los márgenes laterales del músculo dilatador del mixopterygio.

La Fig. 24 señala esta hendidura (eg), que ocupa una posición equivalente al "pseudosiphon". Se diferencian por las relaciones que este último tiene con el cartilago dorsal terminal 1 (DT1). El músculo "dilatator" está unido a las márgenes proximales del DT1 y es en las márgenes laterales de este músculo en donde se forma el "external groove". Hulley (1972a) al estudiar *Raja wallacei*, *R. caudaspinosa*, *R. fyllae* y *R. fullonica*, considera que esa cavidad no es homóloga al "pseudosiphon", por estar formada por un pliegue del músculo "dilatator" y por no encontrarse en todos los especímenes. Renuncia explícitamente a llamar a ese componente "pseudosiphon" y a señalarlo como un elemento real y separable. Krefft & Stehmann (1974), al describir *Raja (Rajella) sadowskii*, indican que falta un "pseudosiphon", lo que sucede también muchas veces en *R.*

fyllae, la especie tipo del subgénero, que presenta una huella parecida a esa estructura como un socavón en la extensión muscular dorsal. McEachran & Stehmann (1977) proponen que los "pseudosiphon" descritos en los subgéneros *Rajella* y *Leucoraja* por Stehmann (1970) y Hulley (1972a), correspondan a "external groove".

(4) *flag*. Propuesto por McEachran & Compagno, 1980:6.

Es un fleco o faldón del integumento que se extiende distalmente desde el "pseudorhipidion" hasta la superficie del cartilago axial.

La Fig. 25 enseña este flequillo (fg) en *Gurgesiella dorsalifera*. Posteriormente, McEachran & Compagno (1982) la indican en las especies de *Breviraja* clasificadas en el grupo III: *B. sinusmexicanus*, *B. ishiyamai*, *B. cubensis*, *B. plutonia* y *B. atripinna*.

(5) *hook*. Propuesto por McEachran & Compagno, 1982:402.

Proceso cartilaginoso, movable y curvado hacia la punta del "clasper", formado por el cartilago dorsal terminal 3 (DT3).

Se describe en especies del género *Breviraja*, clasificadas en el grupo I por estos auto-

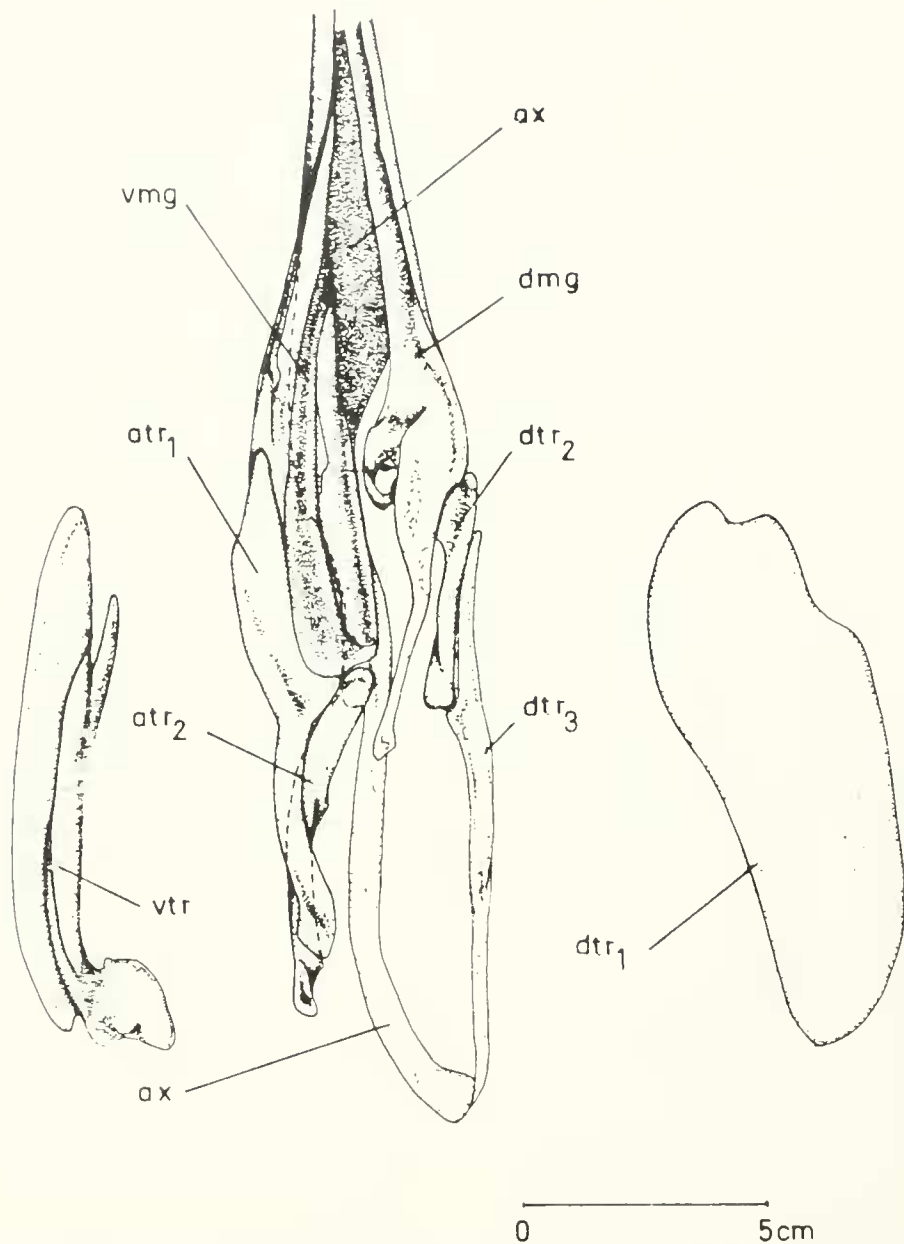


FIG. 23. Cartílagos del pterigópodo izquierdo de *Raja trachyderma* en vista lateral. Los cartílagos ventral terminal (vtr) y dorsal terminal 1 (dtr1) están desplazados de su posición original. -atr1: accesorio terminal 1; -atr2: accesorio terminal 2; -ax: axial; -dmg: dorsal marginal; -dtr2: dorsal terminal 2; -dtr3: dorsal terminal 3; -vmg: ventral marginal.

res: *B. colesi* y *B. spinosa* (Ver Figs. 26 A y B, dt3 y hk). Este componente ha sido nominado "promontory" por Ishiyama & Hubbs (1968). Ver Figs. 26, C y D. Hulley (1972a), analizando estas figuras, plantea que hay una relación entre "promontory" y cartilago DT3, mientras que Leigh-Sharpe (1920-1926) y Stehmann (1970) consideran al "promontory" como una

proyección distal del cartilago DT2. Hulley (1972a) acepta esta última interpretación para evitar confusiones y modifica su identificación de "promontory" en *Raja wallacei* (Hulley, 1970), cambiándolo por "roll" (Figs. 26 E, F, dt3, rl). Este último elemento, propuesto por Stehmann (1970), se presenta en combinación con el "promontory", tiene consistencia mem-

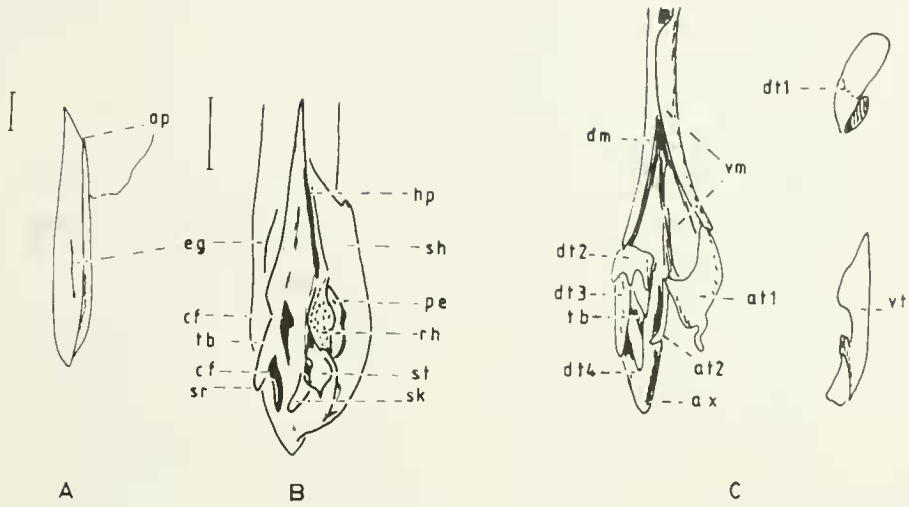
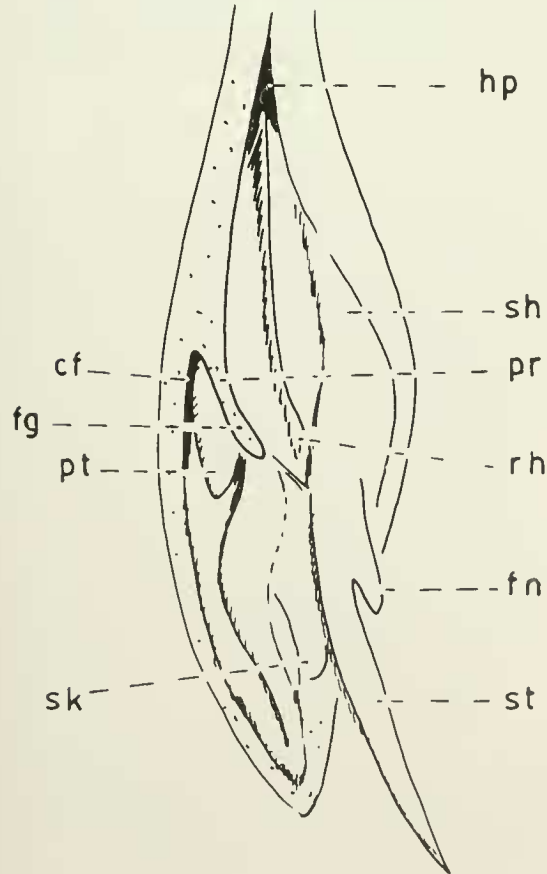


FIG. 24. Apéndices genitales del lado derecho de *Raja bathyphila*. A: Visión dorsal. B: igual visión, con el lóbulo dorsal levantado. C: igual visión, destacando solamente los cartilagos. Las medidas indican 1 cm de longitud. -ap: apopilo; -at1: cartilago accesorio terminal 1; -at2: cartilago accesorio terminal 2; -ax: cartilago axial; -cf: "cleft"; -dm: cartilago dorsal marginal; -dt1: cartilago dorsal terminal 1, en visión dorsal; -dt2: cartilago dorsal terminal 2; -dt3: cartilago dorsal terminal 3; -dt4: cartilago dorsal terminal 4; -et: "external groove"; -hp: hipopilo; -pe: "pent"; -rh: "rhipidion"; -sh: "shield"; -sk: "spike"; -sr: "spur"; -st: "sentinel"; -tb: "terminal bridge"; -vm: cartilago ventral marginal; -vt: cartilago ventral terminal en visión dorsal. Esquemas tomados de McEachran & Stehmann (1977).



branosa y sigue el curso del borde del "slit" proximal. Hulley (1972a) complementa esa definición de "roll", asociándolo al extremo proximal del cartilago DT3.

En conclusión, del examen de la literatura, resulta que los términos "hook" y "roll" tienen igual relación con el cartilago dt3, siendo el primero de consistencia cartilaginosa y el "roll" es puramente membranoso.

(6) *pecten*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1924, Mem. VII:577 y Fig. 15:576.

Son seis a 12 proyecciones que conforman un borde dentado, localizado en la parte proximal de un reborde rígido, en el lóbulo dorsal del glande.

Se describe en *Raja marginata* (:*R. alba*). Hulley (1972a) revisa este término, indicando que es una estructura cartilaginosa, dispuesta en el margen lateral externo del lóbulo dorsal a ni-

FIG. 25. Visión de la cara lateral externa del perigópodo derecho de *Gurgesiella dorsalyfera*, abierto para mostrar sus partes. -cf: "cleft"; -fg: "flag"; -fn: "funnel"; -hp: hipopilo; -pr: "pseudorhipidion"; -pt: "promontory"; -rh: "rhipidion"; -sh: "shield"; -sk: "spike"; -st: "sentinel". Tomado de McEachran & Compagno, 1980.



FIG. 26. Mixopterygios de *Breviraja colesi* (A, B, C, D) y *Raja wallacei* (E, F). A, B, E, F, son órganos del lado derecho del organismo y C, D, del lado izquierdo. A, B, tomado de McEachran & Compagno (1982); C, D, de Ishiyama & Hubbs (1968); E, F, de Hulley (1972a). -dt2: cartilago dorsal terminal 2; -dt3: cartilago dorsal terminal 3; -dt4: Cartilago dorsal terminal 4; -hk: "hook"; -pt: "promontory"; -rl: "roll"; -sl: "slit"; -sr: "spur".

vel del hipopilo, asociada al borde lateral externo del cartilago dorsal terminal 2 ó 3 (Figs. 27 A, B, C, pc, dt2, dt3). Considera que las protuberancias cartilaginosas deben atravesar o penetrar el integumento y observarse en la morfología externa para caracterizar el "pecten". Se ha reseñado también esta pieza en *Raja miraletus* y en *Raja (Raja) herwigii* (Stehmann; 1971a).

(7) *pocket*. Propuesto por Stehmann, 1971a:93,94.

Fosa profunda, ancha y alargada, de consistencia membranosa, situada en la superficie interna del lóbulo dorsal de la parte terminal del mixopterygio, ocupando sus dos tercios distales. El integumento está unido internamente con el dorso del cartilago axial en su mitad distal y con la punta del cartilago dorsal terminal 2 en la mitad proximal. Entre ambos cartilagos se sitúa el "terminal bridge".

La Fig. 28 ilustra este elemento (po) y sus

cartilagos asociados. Su historia es complicada. Leigh-Sharpe (1922, 1924) lo localiza en la superficie interna del lóbulo dorsal en las especies estudiadas del género *Raja*, nominándolo "pseudosiphon". Sin embargo, en la mayoría de las especies estudiadas por él, su "pseudosiphon" corresponde actualmente a otros componentes. Así en *R. undulata* y en *R. radiata*, es el "slit"; en *R. batis* y *R. fullonica* es "cleft". En *R. clavata* y *R. blanda* (: *R. brachyura*), corresponde al "pocket". Por otra parte, Ishiyama (1958a) retiene el término "pseudosiphon" para caracterizar una cavidad que se abre en el borde externo del lóbulo dorsal y que está asociada al cartilago dorsal terminal 1. Stehmann (1970) discute la confusión de Leigh-Sharpe en este punto y propone para la estructura presente en *R. clavata*, *R. brachyura* y *R. montagui* el nombre de "pseudosiphon" interno falso. Hulley (1970) lo designa como "pseudosiphon (pocket)" en las figuras de *R. miraletus*, *R. clavata* y *R. straeleni*, sin explicitar

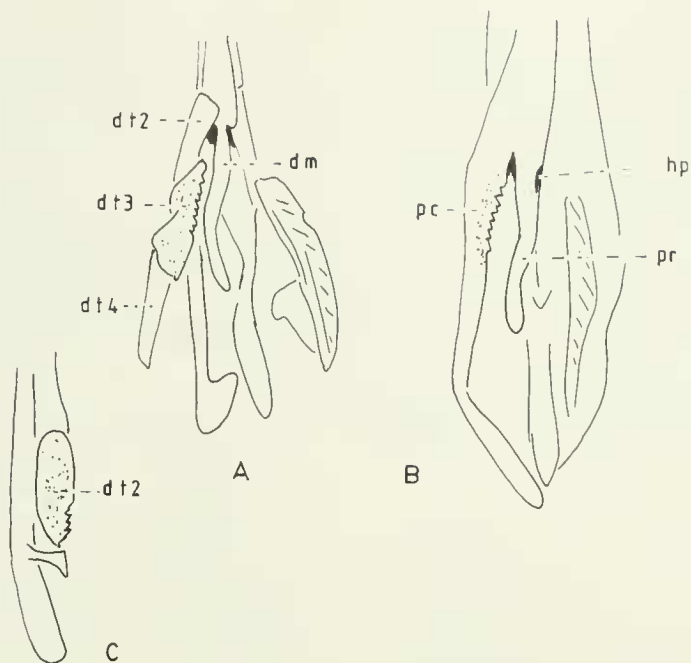


FIG. 27. Esquemas de la cara dorsal de los órganos copuladores del lado derecho de *Raja alba* (A y B) y *Raja miraletus* (C). -dm: cartilago dorsal marginal; dt2: cartilago dorsal terminal 2; -dt3: cartilago dorsal terminal 3; -dt4: cartilago dorsal terminal 4; -hp: hipopilo; -pc: "pecten"; -pr: "pseudorhipidion". Esquemas recopilados de Hulley, 1972a, 1970 y 1969, respectivamente.

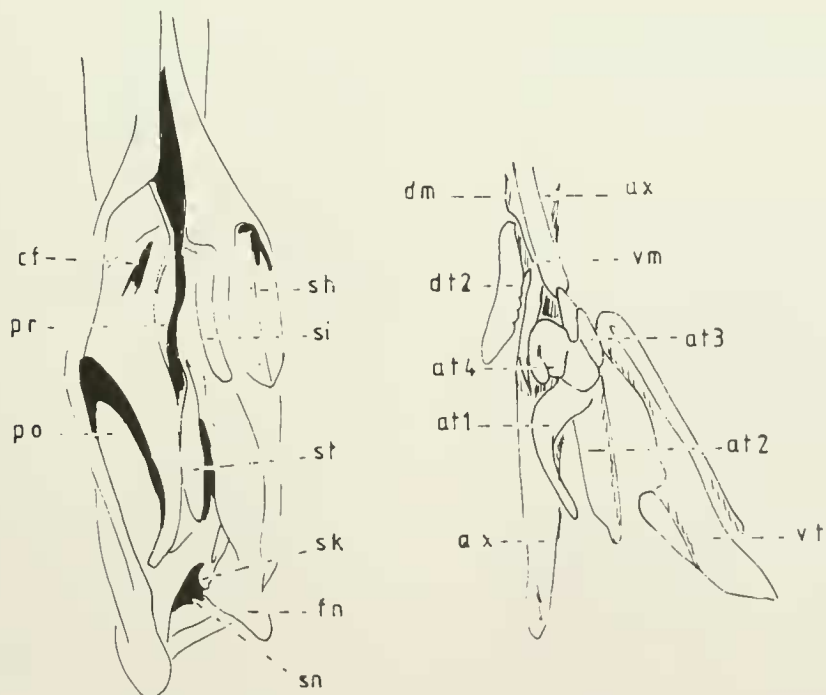


FIG. 28. Apéndices genitales del lado derecho de *Raja straeleni* en visión lateral externa. -at1: cartilago accesorio terminal 1; -at2: cartilago accesorio terminal 2; -at3: cartilago accesorio terminal 3; -at4: cartilago accesorio terminal 4; -ax: cartilago axial; -cf: "clef"; -dm: cartilago dorsal marginal; -dt2: cartilago dorsal terminal 2; -fn: "funnel"; -po: "pocket"; -pr: "pseudorhipidion"; -sh: "shield"; -si: "signal"; -sk: "spike"; -sn: "sentina"; -st: "sentinel"; -vm: cartilago ventral marginal; -vt: cartilago ventral terminal. Esquemas tomados de Hulley (1970 y 1972a).

una descripción. Stehmann (1971a) lo define y nombra rescatando el nombre sugerido por Hulley (1970). Este último, en 1972a, redefine este elemento, considerándolo nuevo, aun cuando menciona el trabajo de Stehmann (1971a). Se ha preferido dejar a Stehmann (1971a) como el proponente original de esta pieza, por reunir en esa publicación por primera vez una definición, un esquema en base a *Raja (Raja) herwigii*, una delimitación a especies del subgénero *Raja* y por haber previamente en 1970 desarrollado una amplia discusión sobre este tema. Capape & Desoutter (1978) lo traducen como "poche" y lo señalan para *R. radula*. McEachran (1977a) lo indica para *R. garmani*.

(8) *promontory*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1924, Mem. VII:569, 570.

Proyección cartilaginosa y dura, cubierta por integumento, dispuesta en la superficie interna del lóbulo dorsal del pterigópodo, entre dos hendiduras, un "slit" proximal y un "cleft" distal. Está formada por la parte más alejada del cartilago dorsal terminal 2.

Se encuentra en *Raja fullonica* y *R. naevus* (Leigh-Sharpe, 1924); Stehmann (1970) examina esas mismas especies, junto a *R. circularis*, relacionando el componente externo con el cartilago dorsal terminal 2. Ishiyama & Hubbs (1968) muestran este elemento en *Breviraja colesi*, asociado al cartilago dorsal terminal 3 (Figs. 26 C, D, dt3, pt). Hulley (1970, 1972a), en sus descripciones de *Raja wallacei* (Figs. 26, E, F, dt2, pt) discute las dos determinaciones del "promontory" y sus conexiones con los cartilagos subyacentes, adhiriéndose en 1972a a la caracterización de Leigh-Sharpe (1924) y Stehmann (1970), que tendría prioridad por ser una proposición más antigua y sólo complementada en 1970.

McEachran y Compagno (1982) examinan el mismo ejemplar de *Breviraja colesi* estudiado por Ishiyama y Hubbs (1968) y cambian ese "promontory" por un nuevo término, "hook". Capape y Desoutter (1978) especifican esta estructura en *Raja radula* y lo traducen como "promontoire".

(9) *pseudorhipidion*. Propuesto por Ishiyama, 1958a:203.

Pliegue cartilaginoso no movable, con sus superficies ligeramente retorcidas, cubierto

de piel suave, no porosa. Se localiza en el lóbulo dorsal, junto a la línea media, en la parte proximal del glande, al nivel del hipopilo. El grado de amplitud de esta pieza depende del desarrollo de la parte distal del cartilago dorsal marginal.

Este componente se ha descrito en especies de los siguientes géneros: *Bathyraja* y *Rhinoraja* del Pacífico nororiental (Ishiyama, 1958a; Ishiyama & Hubbs, 1968); *Raja*, (pr, Fig. 27) (Stehmann, 1970, 1971; Hulley, 1970, 1972a; Capape & Desoutter, 1978); *Gurgesiella* (Fig. 25) (McEachran & Compagno, 1979); *Pavoviraja* (McEachran y Fechhelm, 1982).

Leigh-Sharpe (1922, Mem. V) denominó "rhiphidion" a este mismo elemento en *Raja clavata* y *R. blanda* (:*R. brachyura*); pero, también llamó así a un tejido blando y esponjoso, presente en *Raja circularis* (1921 Mem. II). Posteriormente (1924, Mem. VI), distingue como diferentes el "cover rhipidion" que sería de consistencia dura, del "true rhipidion", tejido blando y eréctil, que puede llenarse de sangre. Luego "cover rhipidion" y "pseudorhipidion" son términos equivalentes. Como la proposición de Ishiyama (1958a) se ha usado consistentemente durante más de 25 años, es preferible no reclamar la prioridad de la denominación de Leigh-Sharpe (1924, Mem. VI). Capape & Desoutter (1978) consideran que "el pseudorhipidion está formado de tejido eréctil" y que "se desplaza a lo largo del (cartilago) terminal ventral 2". De acuerdo al estado actual de la cuestión, el "pseudorhipidion" no está constituido de tejido eréctil y no existe en Rajidae el cartilago terminal ventral 2.

(10) *pseudosiphon*. Término según Ishiyama, 1958a:201.

Saco con fondo ciego, cuya abertura, amplia y orientada en sentido longitudinal, se abre en la superficie externa y proximal del lóbulo dorsal del glande, cerca del borde externo, a nivel del hipopilo. Se ubica debajo del cartilago dorsal terminal 1, o está en estrecha relación con el grado de desarrollo de ese cartilago.

Ishiyama (1958a) constata la presencia de "pseudosiphon" en especies de Rajidae que habitan aguas del Pacífico nororiental de los géneros *Rhinoraja* y *Bathyraja* (ps, Fig. 29), no

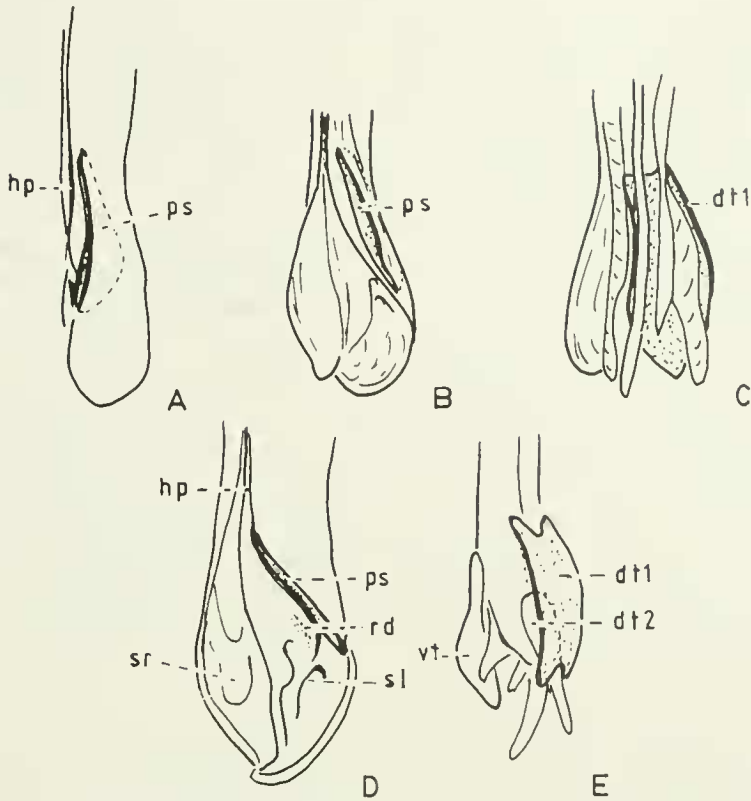


FIG. 29. Pterigópodos del lado izquierdo de *Rhinoraja kujiensis* (A, B, C) v *Bathyraja isotrachys* (D, E). A, B y D indican la morfología externa; en visión dorsal (A) y en visión externa (B, D). C y E muestran la composición esquelética en visión dorsal externa. A, B y C, esquemas modificados de Ishiyama (1958). D y E de Ishiyama & Hubbs (1968). -dt1: cartilago dorsal terminal 1; -dt2: cartilago dorsal terminal 2; -hp: hipopilo; -ps: "pseudosiphon"; -rd: "ridge"; -sl: "slit"; -sr: "spur"; -vt: cartilago ventral terminal.

encontrándolo en especies del género *Raja*. Ishiyama & Hubbs (1968). consideran que la presencia o ausencia de este carácter, permite una separación genérica de especies de Rajidae. Así, la gran mayoría de especies de *Bathyraja* presentaría "pseudosiphon" y no lo tendrían las especies de *Breviraja* y *Raja*. Posteriormente, se ha encontrado esta estructura en diferentes especies del género *Raja*: *Raja fullonica*, *R. circularis*, *R. naevus*, *R. radiata*, *R. hyperborea*, *R. fyllae* (Stehmann, 1970); *R. radiata*, *R. robertsi* (Hulley, 1972a). Este autor indica que la cavidad presente en la pared dorsal del pterigópodo en *Raja fyllae*, *R. wallacei* y *R. caudaspinosa*, está formada por el músculo dilatador, que se une al cartilago dorsal terminal 1, y que además, la cavidad no se encuentra en todos los individuos. Por estas dos razones, no las describe como "pseudosiphon", dejando entrever sin embar-

go, que es una posición discutible. McEachran & Martín (1978) observan que en *R. acellata* y *R. erinacea*, el músculo dilatador dorsal se inserta a lo largo de la superficie proximal interna del cartilago dorsal terminal 1, de modo que la mitad proximal del "pseudosiphon" está formada por este músculo y la mitad distal, por el cartilago dorsal terminal 1. También se encuentra en especies de *bathyraja* del Atlántico oriental: *B. spinicauda* y *B. pallida* (Stehmann, 1970); *B. smithi* (Hulley, 1970, 1972a); y en aguas de la Antártica, *B. griseocauda* (Springer, 1971). Ishihara & Ishiyama (1985) proponen que este componente se llame "pseudosiphon 1", para distinguirlo del "pseudosiphon 2", o "pseudosiphon como groove", presente en *Bathyraja minispinosa* Ishiyama e Ishihara 1977.

Históricamente, Leigh-Sharpe (1921-1926), crea el término "pseudosiphon" para

cavidades situadas en la cara interna del lóbulo dorsal del mixopterigio. Lo describe en 13 especies de tiburones y en 12 especies de rayas. En dos ejemplares de *Scyllium canicula* encontró el "pseudosiphon" en la superficie externa, considerando esta situación como probablemente anormal. Aunque consistentemente ubicó estas cavidades en la superficie interna del lóbulo dorsal, no las relacionó con los cartílagos subyacentes. Ese trabajo lo hizo Stehmann (1970) que estableció las siguientes nuevas proposiciones para los "pseudosiphon" de gran parte de los Rajidae estudiados por Leigh-Sharpe: en *R. fullonica*, *R. batis* y *R. naevus*, la concavidad es "cleft". En *R. undulata* y *R. radiata*, la hendidura es "slit", y en *R. clavata* y *R. blanda* (:*R. brachyura*), la concavidad es "pseudosiphon interno", cambiándolo posteriormente por "pocket" (Stehmann 1971b). McEachran & Martin (1978) indican que el "pseudosiphon" de las especies de *Kapparaia* de Leigh-Sharpe (1926), *R. ocellata*, *R. laevis* y *R. erinacea*, corresponde a un "slit" de acuerdo a la posición y forma de ese carácter.

(11) *pseudosiphon como groove*. Propuesto por Ishiyama & Ishihara (1977).

Hendidura longitudinal en la superficie externa del lóbulo dorsal del glande, próxima y paralela al margen interno del órgano copulador.

Se describe en *Bathyraja minispinosa* Ishiyama e Ishihara, 1977. Ishihara & Ishiyama (1985) proponen llamarlo "pseudosiphon 2" y lo definen como formado por los cartílagos dorsal terminal 1 y axial, en *B. minispinosa*. Consideran que este componente no se encuentra en otras especies de la familia Rajidae, y piensan que es homólogo del pseudosiphon de *Rhinobatos schlegelii* (familia Rhinobatidae) y *Platyrrhina sinensis* (familia Platyrrhinidae).

(12) *ridge*. Según Ishiyama, 1958a:203.

Elevación de la superficie interna del lóbulo dorsal, cerca del hipopilo, y se relaciona con el cartílago dorsal terminal 2.

Se presenta en algunas especies de *Bathyraja*.

(13) *roll*. Propuesto por Stehmann, 1970:84.

Estructura membranosa, sigue el curso del borde del "slit" proximal.

Se encuentra en *R. fullonica*, *R. circularis*, y *R. naevus*. Hulley (1972a) encuentra el "roll" en *R. wallacei* (rl, Fig. 26), también asociado al "promontory" y al extremo proximal del cartílago dorsal terminal 3 (Fig. 26).

(14) *scale*. Propuesto por Ishiyama, 1958:203.

Denticulos dérmicos muy pequeños que se desarrollan en el borde dorsal del ridge en *Bathyraja smirnovi smirnovi* y *B. smirnovi ankasube* (sc, Fig. 30)

(15) *slit*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1922, Mem. IV:201 y complementado por Ishiyama, 1958a:202.

Hendidura localizada en la superficie interna del lóbulo dorsal, sin relación con el cartílago dorsal terminal 1, ni otros cartílagos dorsales. Es una cavidad puramente membranosa y generalmente con una orientación horizontal.

Ishiyama (1958a) distingue en las rayas del Pacífico nororiental dos tipos de "slits". Unos, de gran tamaño y generalmente en número de dos en 11 especies del género *Raja*, y otros "slits" pequeños, en algunas especies de *Rhinoraja* y *Bathyraja* (sl, Fig. 29). Es un carácter que se encuentra en gran número de especies de diferentes géneros.

Leigh-Sharpe (1922-1926) lo describe en algunas especies en el lóbulo ventral. Vg. *Carcharias melanopterus* (1924, Mem. VI:557); *Dicerobatis olforsii* (1926, Mem. VIII:319), pero en su gran mayoría lo especifica en el lóbulo dorsal, ya sea en la superficie interna o en las proximidades del borde externo. En *Raja laevis* y *R. batis*, lo reseña en posición distal (1926, Mem. IX:352 y 1924, Mem. VII:576) y en *R. murrayi* y *R. eatoni* en posición proximal (1924, Mem. VII:576, 577). En *R. lintea* menciona dos "slits" (1924, Mem. VII:572). Stehmann (1970) ha redefinido el "slit" de *R. batis* como "cleft". Hulley (1972a) ha reasignado el "slit" de *R. eatoni* (:*Bathyraja smithi*) como "pseudosiphon".

(16) *spur*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1924, Mem. VII:573 y complementado por Stehmann, 1970:84.

Aguijón aguzado, situado en el lóbulo dorsal del órgano copulador, en su superficie interna, en las proximidades del lóbulo dorsal, a corta distancia de su extremo posterior.

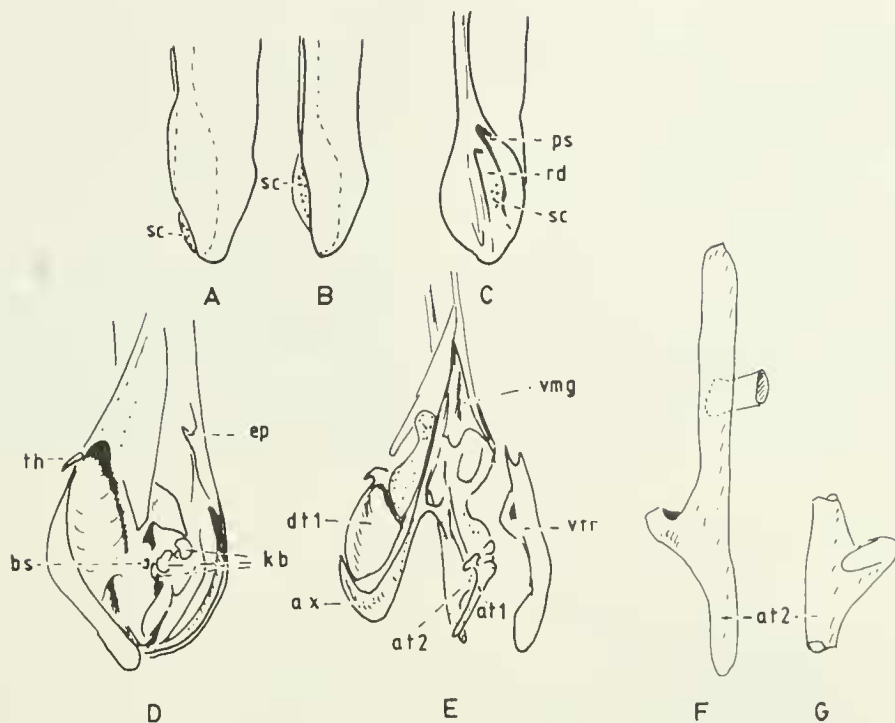


FIG. 30. Mixopterigios de diferentes especies de Rajidae, lado izquierdo (A, B, C) y lado derecho (D, E, F, G). *Bathyraja smirnovi smirnovi* (A, C) y *B. smirnovi ankasuve* (B) en visión dorsal (A, B) y lateral (C). *Crurrraja parcomaculata*; morfología externa (D) y morfología esquelética (E, F, G), en vista lateral externa (E), ventral (F) y dorsal (G). -at1, 2: cart. accesorios terminal 1, 2; -ax: cartilago axial; -bs: "boss"; -dt1: cartilago dorsal terminal 1; -ep: "eperon"; -kb: "knob"; -ps: "pseudosiphon"; -rd: "ridge"; -sc: "scale"; -th: "thorn"; -vmg: cartilago ventral marginal; -vtr: cartilago ventral terminal. Esquemas A, B, C, adaptados de Ishiyama (1958); D, tomado de Hulley (1970); E, F, G, de Hulley (1972a).

Agujón móvil, cuya conformación depende del desarrollo del cartilago dorsal terminal 3.

Leigh-Sharpe (1924) y Stehmann (1970) lo describen en *Raja radiata* y *R. naevus*. Este último autor lo indica además en *R. fullonica*, *R. circularis* y *R. hyperborea*. Hulley (1972) lo encuentra en *R. wallacei* (sr, Fig. 26) y *Anacanthobatis marmoratus*.

Leigh-Sharpe (1920, Mem. I:259) define también esta estructura en *Acanthias vulgaris* (*Squalus acanthias*), siendo un fuerte agujón localizado cerca del hipopilo, pero en la superficie ventral del mixopterigio, junto al borde externo. Este agujón está asociado a un poderoso músculo, que al contraerse le permite cambiar de posición, sirviendo de órgano de penetración y anclaje. Además, lo determina en *Pristiophorus cirratus*, en el lóbulo ventral, borde externo (1922, Mem. V:231).

Probablemente, estas dos últimas caracteri-

zaciones del "spur" de Leigh-Sharpe en Squalimorphii, indujeron a Ishiyama (1958a) a determinar un "spur" en cinco especies de *Bathyraja* que viven en aguas del Japón. Lo mismo Ishiyama & Hubbs (1968) e Ishiyama & Ishihara (1977). Es una espina y su presencia depende del desarrollo del cartilago accesorio terminal 1.

Las determinaciones de Leigh-Sharpe en Rajidae han sido consistentes y sin variaciones, por lo que las proposiciones de Ishiyama sobre este componente debieron tomar otra nominación. Así Ishihara & Ishiyama (1985), llaman "sentinel" a este componente por estar formado por el cartilago accesorio terminal 1.

(17) *terminal bridge*. Propuesto por Ishiyama, 1958a:218 y complementado por Stehmann, 1970:84 y Stehmann (1971a y b).

Tabique cartilaginoso, con ligamentos, y cubierto de piel, situado en la cara interna del

lóbulo dorsal del pterigópodo, dispuesto transversalmente respecto al eje longitudinal del cuerpo, separando una cavidad proximal de una distal. Su conformación depende del desarrollo de un cartílago adherente del cartílago axial o cartílago apendicular, que se inserta entre el cartílago axial y el cartílago dorsal terminal 2 ó 3.

Ishiyama (1958a) señala al cartílago en *Raja pulchra*, sin destacar esta estructura externamente. Stehmann (1970) señala el componente externo en *R. brachyura* y *R. montagui* (tb, Figs. 31 A, C), separando un "cleft" proximal de un "pseudosiphon interno" (: "pocket") dis-

tal, y nominando el soporte esquelético "cartílago apendicular del cartílago axial", (Figs. 31 B, D). Stehmann (1971a, b) describe la presencia de un cartílago "terminal bridge" en el esqueleto de *R. herwigii*, *R. maderensis* y *R. straeleni*, que une el cartílago axial con el cartílago dorsal terminal 2. También se presenta en estas especies un "terminal bridge" en la morfología externa. Capape & Desoutter (1980) lo detallan en *R. asterias*, traduciendo el término como "pont terminal". Ishihara & Ishiyama (1985) lo señalan en *Bathyrāja pseudosotrachys*, porque separa un "cleft" en dos partes, y se origina del cartílago dorsal terminal 2,

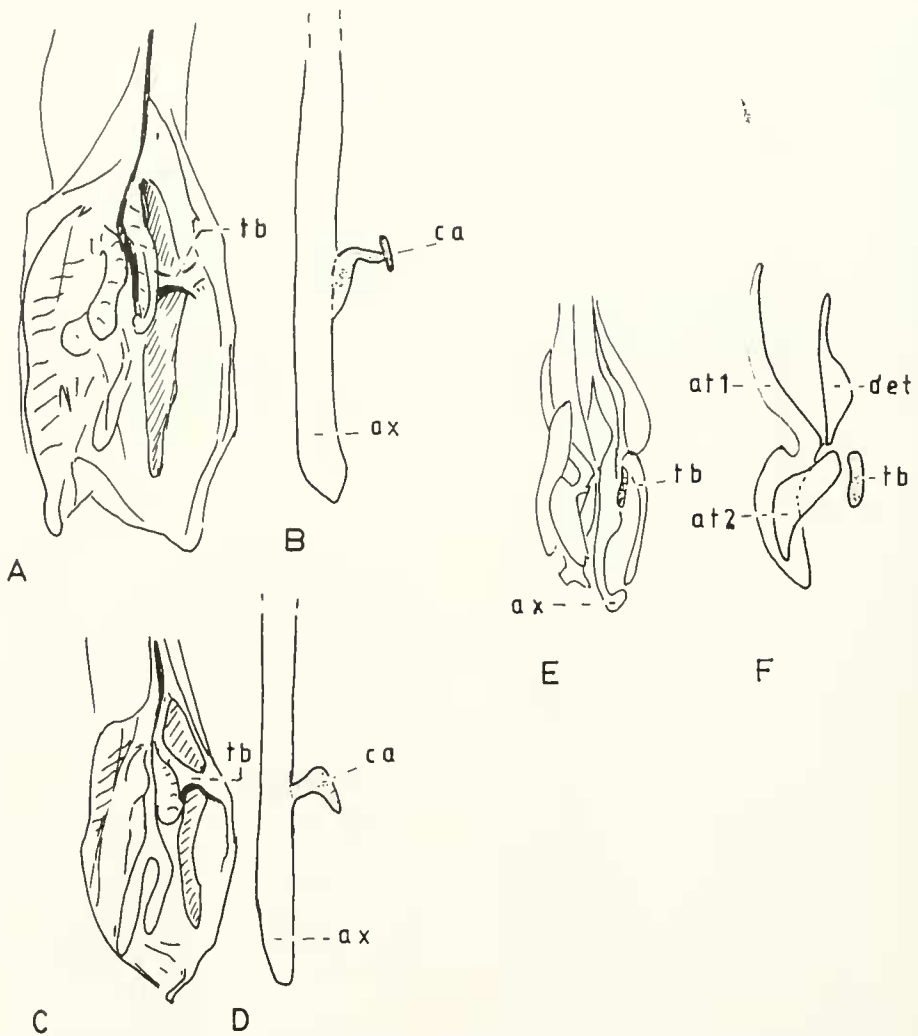


FIG. 31. Apéndice genitales y algunos de sus elementos esqueléticos, del lado izquierdo de *Raja brachyura* (A, B), *R. montagui* (C, D) y *R. pulchra* (E, F) en visión dorsal. -at1: cartílago accesorio terminal 1; -at2: cartílago accesorio terminal 2; -ax: cartílago axial; -ca: cartílago apendicular del cartílago axial; -det: cartílago "detachment"; -tb: "terminal bridge" y cartílago "terminal bridge". Esquemas A, B, C, D, tomados de Stehmann (1970); E, F, modificados de Ishiyama (1958).

uniendo este cartílago con el cartílago dorsal terminal 1 ó 3. Estos mismos autores en 1986 reconocen esta estructura en todas las especies del subgénero *Okamejei* y la mayoría de las especies del subgénero *Dipturus*, considerando que es un cartílago que une los cartílagos axial y dorsal terminal 2.

(18) *thorn*. Propuesto por Hulley, 1970:158, y complementado por Hulley, 1972a:23.

Estructura que consiste en una o más pequeñas dentaciones o puntas agudas, localizadas en el lóbulo dorsal, a nivel del hipopilo, en el margen lateral externo. Se forma a partir de

procesos desarrollados en el borde lateral y proximal del cartílago dorsal terminal 1.

Se encuentra en *Cruriraja triangularis*, *C. rugosa* y *C. parcomaculata* (th, Fig. 32).

2.2.3. Componentes del lóbulo ventral del glande o punta del mixoptergio

(1) *boss*. Propuesto por Hulley, 1970:158, Fig. 4 y complementado por Hulley, 1972a:25.

Pequeño proceso cartilaginoso, aplastado, situado debajo del "rhipidion" y más medialmente que el "knob". Está relacionado con el desarrollo de un proceso lateral y recurvado del cartílago accesorio terminal 2. Se ha en-

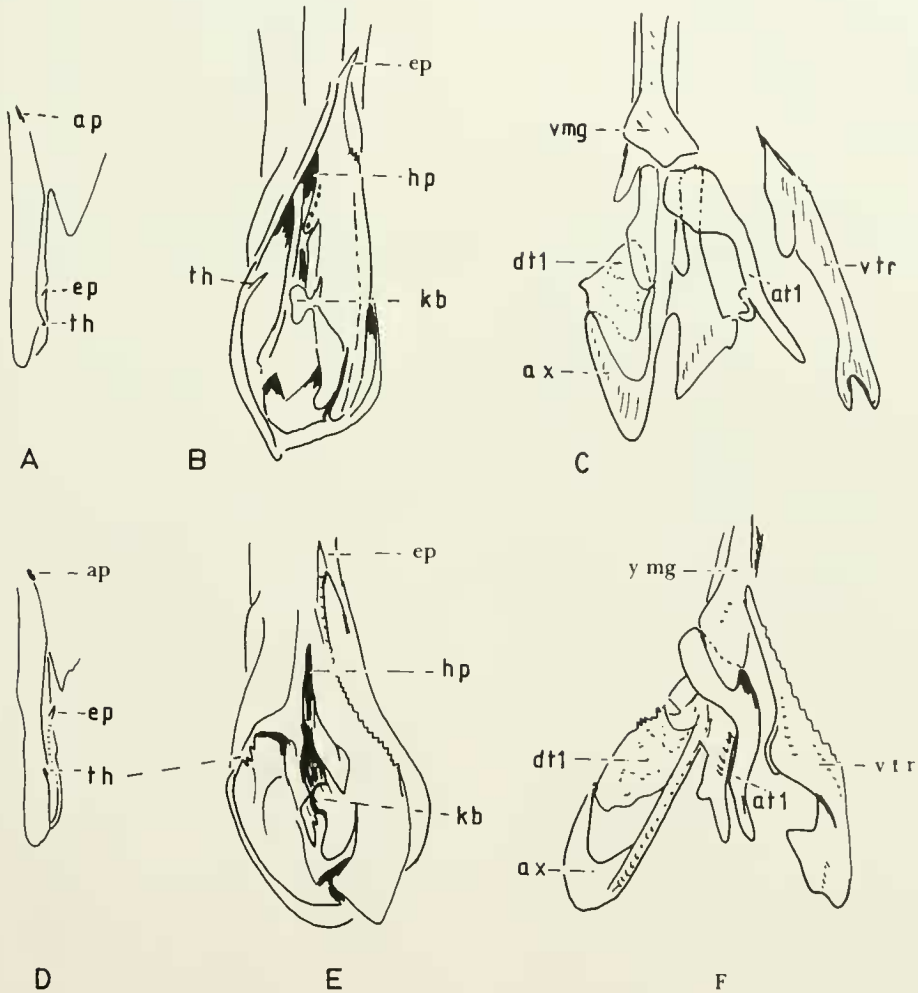


FIG. 32. Morfología externa e interna de los órganos copuladores del lado derecho de *Cruriraja triangularis* (A, B, C) y *C. rugosa* (D, E, F), en visión dorsal (A, D) y lateral dorsal (B, C, E, F). -at1: cartilago accesorio terminal 1; -ap: apopilo; -ax: cartilago axial; -dt1: cartilago dorsal terminal 1; -ep: "eperon"; -hp: hipopilo; -kb: "knob"; -th: "thorn"; -vmg: cartilago ventral marginal; -vtr: cartilago ventral terminal. Esquemas tomados de Hulley (1972a).

contrado en *Cruriraja parcomaculata* (bs, Figs. 30, D, E, F, G)

(2) *cape*. Propuesto por Capape & Desoutter,

Membrana que cubre ventralmente la "sentina" y el cartilago accesorio terminal 2, como una capa, en *Raja radula* (cp en Fig. 33).

(3) *claw*. Tomado de Leigh-Sharpe, 1922, Mem. IV:218, modificado en parte por Ishiyama, 1958a:204 y complementado por Hulley, 1972a:27.

Pequeña punta cartilaginosa, inmóvil y aguda, dispuesta en el lóbulo ventral, a nivel del hipopilo, formada por el extremo distal del cartilago accesorio terminal 1.

Este componente se ha indicado en *Rhinobatos productus* (Leigh-Sharpe, 1922, Mem. IV), *Trygonorhina fasciata* (Leigh-Sharpe, 1924 Mem. VI); *Rhinobatos schlegeli* y *Platyrrhina sinensis* (Ishiyama, 1958a); *Rhinobatos ocellatus*, *Rhinobatos annulatus* (cl, Figs. 34, G, H, I), *Myliobatis cervus* (Hulley, 1972a).

No corresponde a esta definición el "claw" señalado por Leigh-Sharpe (1920, Mem. I:259, Fig. 8) para *Acanthias vulgaris* (*Squalus acanthias*) porque es un aguijón movable, localizado en el lóbulo dorsal. Tampoco corresponde a esta determinación los "claw" señalados por Ishiyama (1958a) en *Rhinoraja odai* y *Rhinoraja longicauda* (Figs. 34 A, D), porque, aunque son aguijones inmóviles dispuestos en el lóbulo ventral, no se forman a partir del cartilago accesorio terminal 1 (como este autor señala en su definición), sino que de la prolongación del cartilago marginal ventral (Figs. 34 B, C, E, F).

(4) *dike*. Propuesto por Ishiyama, 1958a:207.

Prolongación longitudinal cartilaginosa, cubierta por piel, situada en la parte distal del lóbulo ventral, a continuación del "shield" y sobreponiéndose en parte con él. Corre hacia atrás desde la porción basal del "sentinel" hasta la sínfisis de los lóbulos dorsal y ventral. Su conformación depende del desarrollo del proceso distal del cartilago ventral terminal, pudiendo prolongarse más allá de la sínfisis antes mencionada.

Ishiyama (1958a) indica esta estructura en 11 especies del género *Raja*, presentes en

aguas del Japón, incluida *R. hollandi* (dk, Figs. 35 A, B, C). Las ordena en cuatro grupos de acuerdo al desarrollo del "dike". Stehmann (1970) determina este carácter en *R. undulata*. Ishihara & Ishiyama (1986) proponen llamarlo "funnel", porque se forma por la protrusión distal del cartilago ventral terminal.

(5) *eperon*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1924 Mem. VII:574.

Saliente o punta cartilaginosa, localizada en el lóbulo central del glande, cerca de su borde externo, a nivel del hipopilo. Externamente constituye la parte proximal del "shield", correspondiendo a una prolongación dirigida hacia anterior del extremo proximal del cartilago ventral terminal. Este autor señala la presencia de "eperon" en *Raja platana* y *R. cyclophora* que habitan en aguas del Atlántico suroccidental. Hulley (1972a) lo indica en *Cruriraja parcomaculata* (Fig. 30), *C. triangularis*, *C. rugosa* (Fig. 32) y *Anacanthobatis marmoratus*.

(6) *funnel*. Propuesto por Ishiyama, 1958a:203.

Proyección redondeada y distal del lóbulo ventral del pterigópodo, de consistencia blanda, semejando el pie de un molusco bivalvo. Aparece como una prolongación hacia atrás de la parte terminal del "shield", e internamente, depende del desarrollo del extremo posterior del cartilago ventral terminal.

Ishiyama (1958) describe el "funnel" en ocho especies de Rajidae del Pacífico noroccidental, teniendo más desarrollado en *Rhinoraja kujiensis*, *Bathyraja trachouros*, *B. matsubarae*, *B. parmifera* y *B. abasiriensis* (fn, Fig. 35) D-K). Stehmann (1970) encuentra este componente en *Raja clavata* y *R. brachyura*; Hulley (1970) lo indica en *R. straeleni* (Fig. 28) y McEachran & Compagno (1980), en *Gurgesiella dorsoalisifera* (fn, Fig. 25).

Hulley (1972a) plantea que el "funnel" de Ishiyama (1958a) no se corresponde con el cartilago ventral terminal, de acuerdo a sus figuras, sino con el cartilago ventral marginal, y que en consecuencia, debiera redefinirse ese elemento, para las especies *Rhynoraja* y *Bathyraja*. Para explicitar este planteamiento, se ha reproducido los esquemas en cuestión (Fig. 35 D-K). Se puede apreciar en las ilustraciones D, F, H y J, que el "funnel" termina en forma

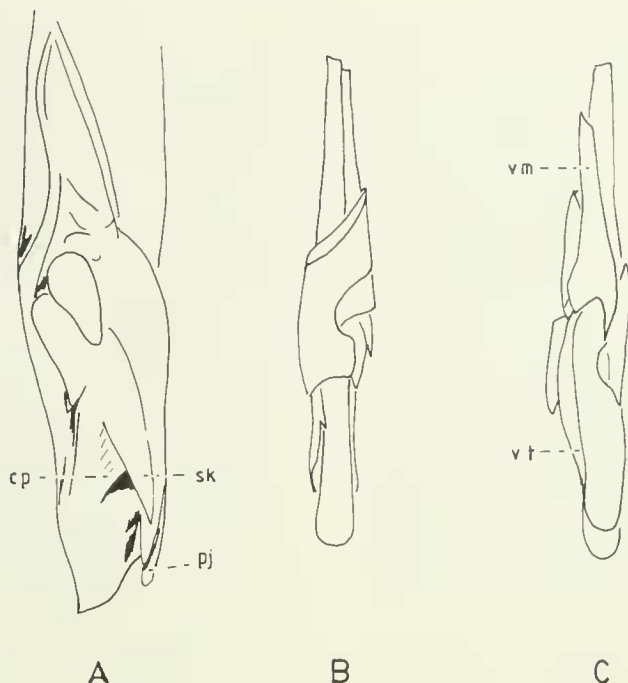


FIG. 33. Pterigópodos del lado derecho de *Raja radula*. A: morfología externa en vista desde dorsal. B: conformación esquelética de la cara dorsal. C: vista desde ventral. -cp: "cape"; -pj: "projection"; -sk: "spike"; -vm: cartilago ventral marginal; -vt: cartilago ventral terminal. Esquemas tomados de Capape & Desoutter (1978).

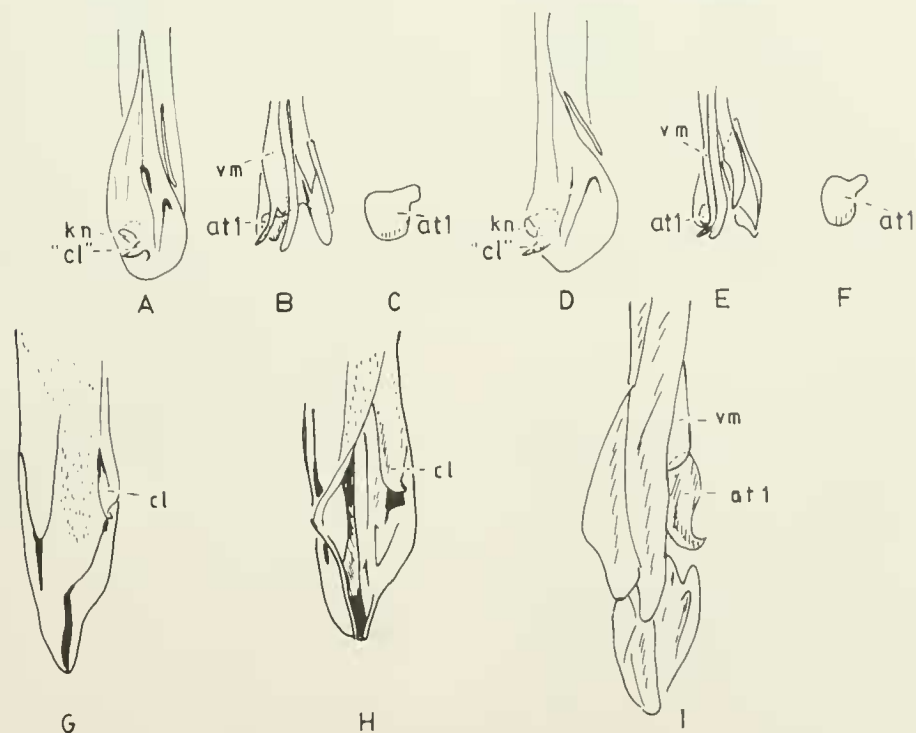


FIG. 34. Apéndices genitales izquierdos (A, B, D, E) y derechos (G, H, I) de *Rhinoraja odai* (A, B, C), *Rhinoraja longicauda* (D, E, F) y *Rhinobatos annulatus* (G, H, I). Parte terminal abierta (A, B, D, E y H) o visión de la cara dorsal (C, F, G, I). Tomado de Yshivama (1958: A-F) y de Hulley (1972: G-I). -at1: cartilago accesorio terminal I; -cl: "claw"; (-: "projection"); -kn: "knife"; -vm: cartilago ventral marginal.

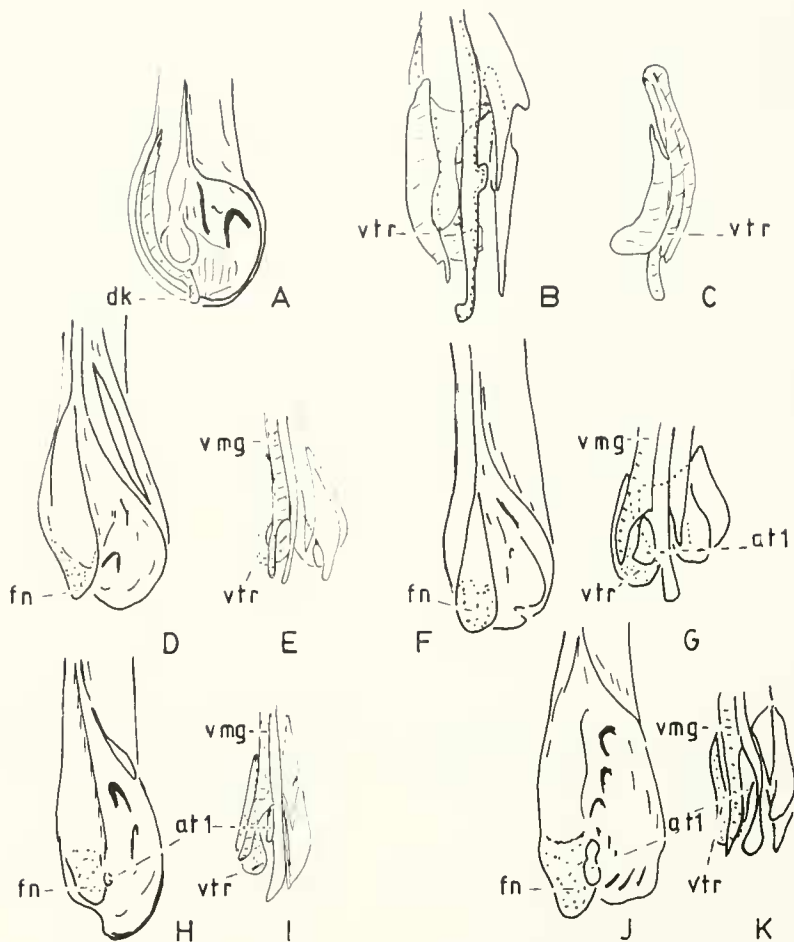


FIG. 35. Morfología externa y configuración esquelética de mixopterigios del lado izquierdo de *Raja hollandi* (A, B, C), *Rhinoraja kuytensis* (D, E), *Bathyraya parmafera* (F, G), *Bathyraya matsubarae* (H, I), *Bathyraya trachouros* (J, K). Todas las figuras en visión lateral, excepto C, que es una visión ventral. -at1: cartilago accesorio terminal 1; -dk: "dike"; -fn: "funnel"; -vmg: cartilago ventral marginal; -vtr: cartilago ventral terminal. Tomado de Ishiyama (1958).

redondeada y en las conformaciones esqueléticas de estas especies (E, G, I, K) el cartilago ventral marginal termina en forma aguzada, y el ventral terminal lo hace en forma redondeada. Se corresponde bien el contorno del "funnel" con el del cartilago ventral terminal. Por cierto, en las imágenes que ilustran la morfología externa de los apéndices genitales abiertos (D, F, H, J) debiera verse la varilla que forma el cartilago ventral marginal, siempre que tuvieran consistencia firme, y que el autor los hubiese visualizado y no hubiese una masa carnosa que cubriera estas estructuras.

A la vista de las ilustraciones, se plantea la hipótesis que el "funnel" está asociado en las

especies *Bathyraya* y *Rhinoraja* antes mencionadas, con el cartilago ventral terminal, tal como lo propone Ishiyama (1958a), y eventualmente, también con el cartilago ventral marginal, y no exclusivamente con el cartilago ventral marginal, como plantea Hulley (1972a). Esta situación debiera aclararse, examinando la región ventral del mixopterigio de estas especies.

Capape & Desoutter (1978) traducen el "funnel" como "entonnoir", interpretando que Ishiyama (1958a) habría asociado este elemento con el cartilago accesorio terminal, lo que no se sostiene ni con el texto ni con las figuras de este autor.

(7) *knife*. Propuesto por Ishiyama, 1958a:204.

Pieza cartilaginosa movable, de forma circular, rectangular o trapezoidal, con su borde libre cortante, localizada distalmente en la cara interna del lóbulo ventral del órgano copulador. Su conformación depende del desarrollo del cartilago accesorio terminal 1.

Se describe en especies de *Rhynoraja* y *Bathyraraja* (kn, Fig. 36). Ishihara & Ishiyama (1985) proponen que esta estructura se llame "sentinel" por su asociación al cartilago accesorio terminal 1. Sin embargo la forma de ellos es distinta. La región distal del "sentinel" es como un bastón, mientras que la del "knife" es aplanado como un hacha. Proponen que este último término se llame "knife como sentinel", para distinguirlo del "sentinel".

(8) *knob*. Propuesto por Hulley, 1970, complementado por Hulley (1972).

Una o varias protuberancias cartilaginosas cubiertas por piel, situadas en la cara interna del lóbulo ventral; próximas a la línea media. Su conformación depende de procesos en el lado medio dorsal del cartilago accesorio terminal 1.

Hulley (1970 y 1972a) lo describe en especies *Cruriraja* (kb, Figs. 20 y 32).

(9) *pad*. Propuesto por Stehmann, 1970; 87.

Pequeño círculo compacto, de consistencia blanda, como una almohadilla, sin estar formado por elementos cartilaginosos. Se localiza distalmente en la superficie interna del lóbulo ventral del pterigópodo, próximo a la línea media. Su conformación no depende de componentes esqueléticos subyacentes. Se describe en *Raja oxyrinchus* (pd, Fig. 36) y en *Raja trachyderma* (pd, Fig. 22).

(10) *pent*. Término según Stehmann, 1970:87, complementado por McEachran & Stehmann, 1977:22.

Levantamiento alargado, de consistencia membranosa, dispuesto en las proximidades del borde interno del "shield", y a continuación o en una línea paralela con el "rhipidion". Su superficie presenta un epitelio plegado transversalmente.

Stehmann (1970) indica su presencia en *Raja radiata* y *R. hyperborea*. Hulley (1972a) lo señala en *R. radiata* (Figs. 37, A, B), *R. confundens*, *R. wallacei*, *R. dissimilis*. McEachran (1977) lo encuentra en *R. garmani* y McEachran & Stehmann (1977) en *R. bathypila* (pe, Fig. 24).

Leigh-Sharpe (1922, Mem. IV) propuso el término "pent" para un pronunciado reborde

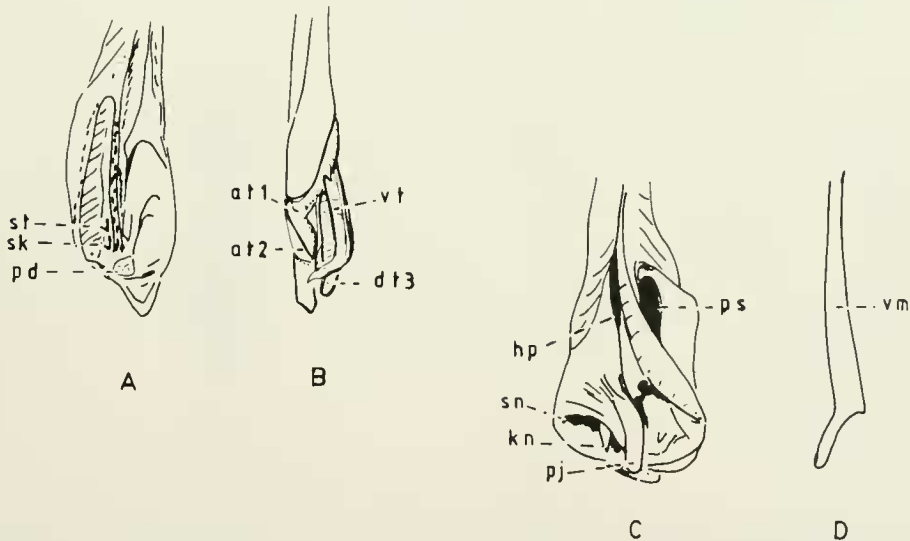


FIG. 36. Organos copuladores del lado izquierdo de *Raja oxyrinchus* (A y B) y *Bathyraraja spinicauda* (C y D). A, C, D: visión dorsal; B: visión ventral. -at1: cartilago accesorio terminal 1; -at2: cartilago accesorio terminal 2; -dt3: cartilago dorsal terminal 3; -hp: hipopilo; -kn: "knife"; -pd: "pad"; -pj: "projection"; -ps: "pseudosiphon"; -sk: "spike"; -sn: "sentinel"; -st: "sentinel"; -vm: cartilago ventral marginal; -vt: cartilago ventral terminal. Esquemas tomados de Stehmann (1970).

carnoso interno, colocado en la superficie dorsal e interna del órgano copulador en su porción proximal, cerca del hipopilo. Lo señala en *Trygon pastinaca* (*:Dasyatis pastinaca*) y *Myliobatis aquila* (Fig. 37 E). Ishiyama (1958a) define "pent" como un pliegue carnoso de la piel, que se halla en el lóbulo ventral, parte proximal, también en las cercanías del hipopilo. Reconoce que Leigh-Sharpe ubica esta pieza en el lóbulo dorsal, pero, la homologa, considerando que debe tener una función parecida, que sería conducir u orientar las sustancias reproductivas. Identifica esta estructura en *Bathyrāja tobitukai* (Figs. 37 C, D). Hulley (1972a) propone asociar el "pent" con el margen lateral interno del cartilago ventral terminal (Figs. 37 A, B). Sin embargo, del examen de ambos elementos en los esquemas de las especies involucradas, no se desprende esta relación. Más parece un levantamiento carnoso y puramente membranoso que ocupa una posición proximal, media o distal a lo largo de la línea

media del glande, y desde la descripción de Stehmann (1970), asociada al "shield" y al "rhipidion".

(11) *projection*. Término según Stehmann, 1970:85.

Varilla cartilaginosa larga y en forma de dedo, cubierta por integumento, que emerge libremente en el área distal de la punta del órgano copulador, entre la sentina y el cartilago axial. Su conformación depende del desarrollo de una prolongación distal del cartilago ventral marginal.

Stehmann (1970) describe el componente en *Bathyrāja spinicauda* (pj, Fig. 36) y *B. pallida*. Hulley (1970, 1972a) lo señala en *B. smithii*.

Leigh-Sharpe (1924, Mem. VII) propuso el término "projection" para dos estructuras diferentes. En *Raja lintea* es una proyección que aparece en las proximidades del borde interno de la parte anterior del "shield", y se dirige

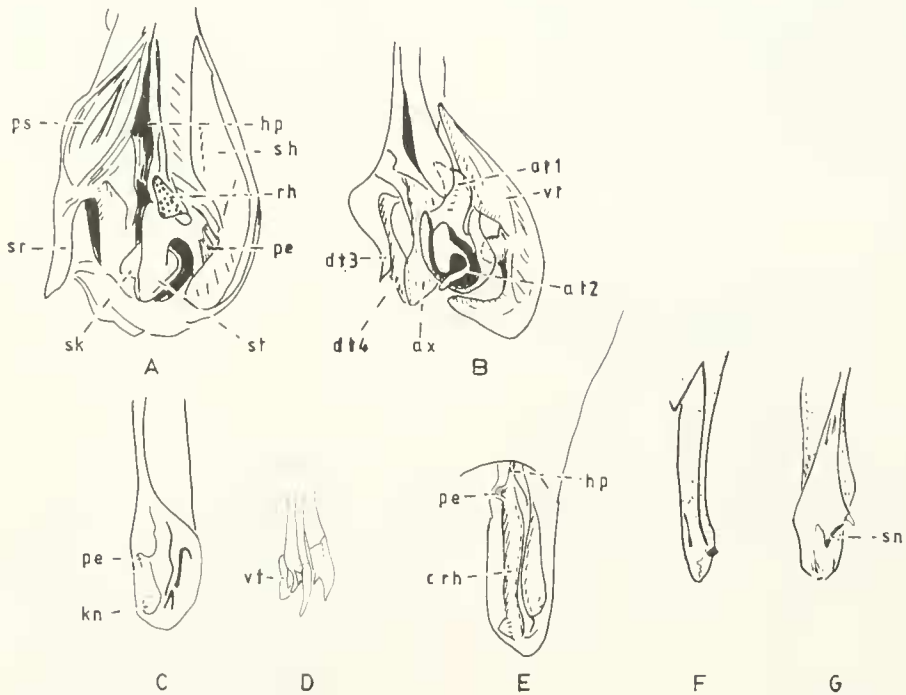


FIG. 37. Pterigópodos de diferentes especies de Batoidea. A, B, *Raja radiata*, correspondientes al lado derecho y en visión dorsal. A: morfología externa; B: sistema esquelético. C, D, *Bathyrāja tobitukai*, del lado izquierdo en visión dorsal; C: conformación externa; D: esqueleto. E, *Myliobatis aquila*, lado derecho en visión ventral. F, G, *Rhinobatos productus*, lado derecho en visión ventral. Esquemas A, B, tomados de Hulley (1972a); C, D, de Ishiyama (1958); E, F, G, de Leigh-Sharpe (1922, Mem. IV). -at1, at2: cartilagos accesorios terminal 1 y 2; -ax: cart. axial; -crh: "cover rhipidion"; -dt3, dt4: cart. dorsal terminal 3 y 4; -hp: hipopilo; -kn: "knife"; -pe: "pent"; -ps: "pseudosiphon"; -rh: "rhipidion"; -sh: "shield"; -sk: "spike"; -sn: "sentina"; -st: "sentinel"; -vt: cartilago ventral terminal.

hacia el cartílago axial, quedando próxima al hipopilo. De la sola observación del esquema no puede interpretarse con qué pieza cartilaginosa está asociada. En *Raja murrayi* es un cartílago que emerge desde la "sentina" en la parte terminal del mixopterigio, y se dirige hacia atrás. Probablemente se trata del "sentinel". El "claw" señalado por Ishiyama (1958a) en *Rhinoraja odai* y *R. longicauda* es con toda probabilidad un "projection" de acuerdo a la observación de sus dibujos (Figs. 34 A, B y D, E). Capape & Desoutter (1978) plantean que "projection" es un alargamiento del cartílago ventral terminal, en lugar del cartílago ventral marginal. Estos autores deben corregir esa definición y juzgar si existe "projection" en *Raja radula* de acuerdo a la proposición de este carácter por Stehmann (1970).

(12) *rhipidion*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1920, Mem. 1:246, complementado por este mismo autor, en 1921, Mem. 11:362; 1924, Mem. VI:556, Mem. VII:573.

Extensión en forma de abanico, localizada en el extremo distal del glande, posterior al hipopilo y en las proximidades de la línea media. Externamente presenta una gran cantidad de pequeñas perforaciones, de contorno irregular, altamente irrigadas, constituyendo un tejido eréctil.

Leigh-Sharpe (1920-1926) describe este componente en *Raja circularis*, *R. batis* (rh, Figs. 38 A, E), *R. lintea*, *R. ocellata*, *R. laevis*.

Ishiyama (1958a) lo indica en 11 especies de *Raja* de aguas del Japón, de las cuales, siete

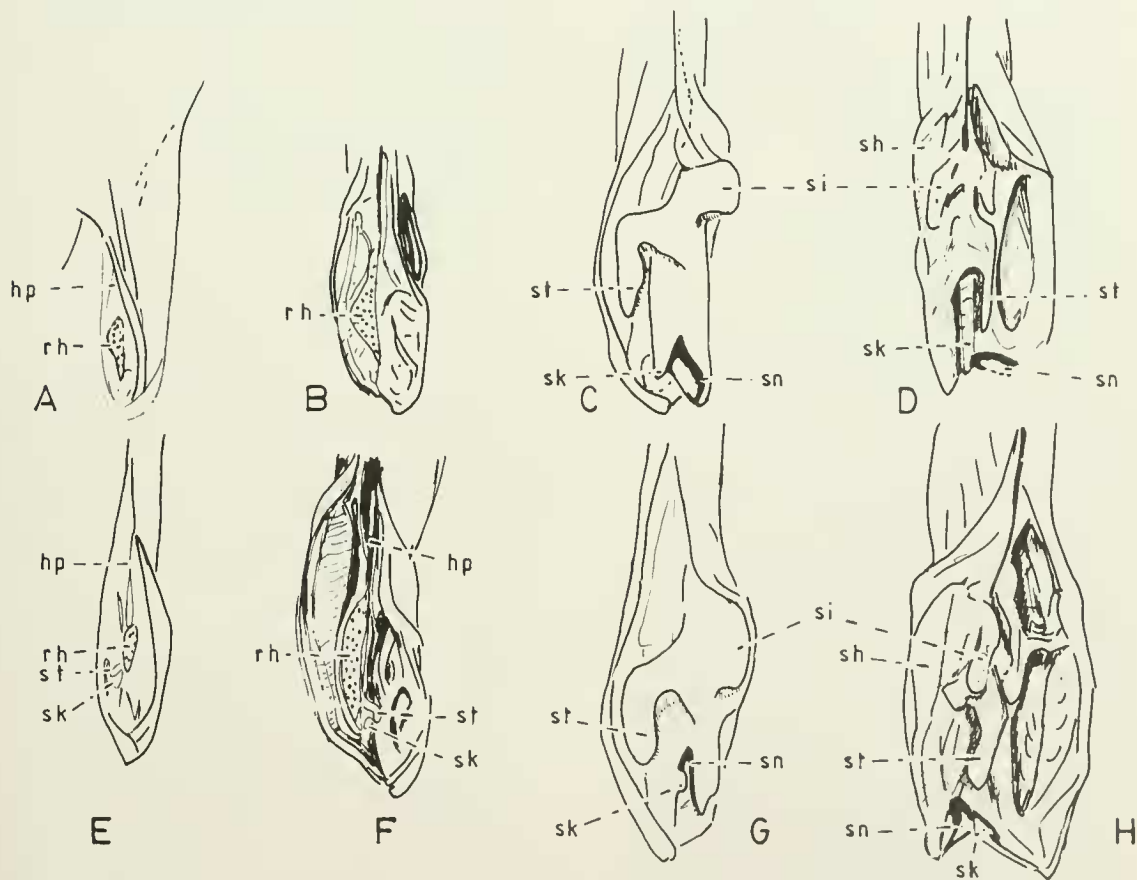


FIG. 38. Morfología externa de mixopterigios derechos e izquierdos de diferentes especies *Raja*. A, B, *R. circularis*; C, D, *R. clavata*; E, F, *R. batis*; G, H, *R. brachyura*. A, C, E, G, corresponden a la estructura del lado derecho en visión ventral, según esquemas de Leigh-Sharpe (1920, Mem. I; 1922, Mem. V y 1924, Mem. VI). B, D, F, H, corresponden a la del lado izquierdo, en visión dorsal, según esquemas de Stehmann (1970). -hp: hipopilo; -rh: "rhipidion"; -sh: "shield"; -si: "signal"; -sk: "spike"; -sn: "sentina"; -st: "sentinel".

son monolobuladas y cuatro bilobuladas. Ishiyama & Hubbs (1968) consideran que el "rhipidion" solamente se presenta en Rajidae en especies de *Raja* y *Breviraja*. Stehmann (1970) lo encuentra en nueve especies del género *Raja* y Hulley (1972a) en ocho especies de este género. McEachran & Compagno (1982) lo determinan en especies de *Breviraja* y *Neoraja* y McEachran & Fechlhelm (1982) lo caracterizan en especies del género *Pavoraja*. En el presente estudio se ha detallado en *R. trachyderma* (rh, Fig. 22) y *R. flavivostis*.

Leigh-Sharpe (1920, Mem. I; 1921, Mem. II; 1922, Mem. IV) nomina como "rhipidion" a dos estructuras diferentes, que en su opinión tienen la misma función, que es esparcir los espermatozoides radialmente. En 1924, encuentra estos dos elementos en *Carcharias melanopterus* (:*Carcharhinus melanopterus*) y para evitar confusiones, propone llamar desde entonces y a futuro como "true rhipidion" al actual "rhipidion" y como "cover rhipidion" al actual "pseudorhipidion".

(13) *sentina*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1922, Mem. IV:218.

Cavidad de distinta profundidad según las especies, con forma de embudo, de modo que su abertura ancha queda abierta hacia posterior, y está cerrada interiormente. Está situada distalmente en la superficie interna del lóbulo ventral del órgano copulador. Está cubierta por una expansión membranosa, parecida a la membrana interdigital de los dedos de la rana, que puede contraerse o expandirse.

Leigh-Sharpe (1922, Mem. IV; Mem. V; 1924, Mem. VII) describe esta pieza en *Rhinobatos productus* (sn, Figs. 37 F, G), *Raja clavata*, *R. blanda* (:*R. brachyura*) (sn, Figs. 38 C, G) *R. rhina*, *R. platana*, *R. murrayi*, *R. eatoni*, *R. radiata*. Stehmann (1970) indica el componente en *R. clavata* y *R. brachyura* (Figs. 38 D, H), *R. montagui*, *R. undulata*, *Bathyraja spinicauda*, *B. pallida*. En las especies estudiadas por este autor se encuentra siempre en la "sentina" el extremo de un cartílago terminal accesorio, ya sea en la cavidad o emergiendo libremente de ella. Hulley (1970, 1972a) lo encuentra en *R. caudaspinosa*, *R. miraletus*, *R. straeleni*, *R. confundens*, *R. wallacei* y en *Cruriraja parcomaculata*. Hulley (1972a) interpreta la descripción y

el esquema de "sentina" hechos por Leigh-Sharpe en *Rhinobatos productus* como una cavidad externa en vez de interna. Aquí se ha reproducido en las Figs. 37 F, G, los esquemas de Leigh-Sharpe (1922, Mem. IV: 218, 219, Fig. 21) para discutir esta cuestión. La Fig. 37 F ilustra una vista desde dorsal del clasper derecho, donde no se observa la "sentina". Es necesario levantar el lóbulo dorsal, Fig. H, para que aparezca este elemento, en la cara interna del lóbulo ventral. La descripción de Leigh-Sharpe, en este punto, también indica su localización en la cara interna del lóbulo ventral. Dice, de *Rhinobatos productus* (1922, Mem. IV:218): "En el (mismo) lugar donde el 'siphon tube' desemboca en *Raja circularis*, hay una 'sentina' bien marcada". Este "siphon tube" en *R. circularis* desemboca debajo del "rhipidion" (Fig. 38 A), que está dispuesto en la cara interna del lóbulo ventral del pterigopodo.

(14) *sentinel*. Término propuesto por Leigh-Sharpe, 1922, Mem. V:238, complementado por Ishiyama, 1958a:207.

Cartílago en forma de hoja de cuchillo, con bordes afilados, que pueden tener forma y tamaño variables. Se localiza en la cara interna del lóbulo ventral, en las proximidades del extremo posterior del mixopterigio, junto a, o entre componentes como "rhipidion", "spike", "signal", "sentina". Su forma depende de la conformación del cartílago accesorio terminal 1.

Su presencia ha sido señalada por diferentes autores en muchas especies del género *Raja* (st, Figs. 22 y 24).

Ishiyama (1958a) considera que el "spur" descrito en *Bathyraja trachouros*, *B. abasiriensis* y *B. isotrachys* (sr, Fig. 29) sería homólogo con el "sentinel", ya que ambas estructuras están constituidas por el cartílago accesorio terminal 1. Actualmente, esta relación también es válida para el "knife", asociado al mismo cartílago y descrito para especies de *Bathyraja*. A su vez, el "spur" se ha validado para un carácter del lóbulo dorsal; luego, y de acuerdo a las características del "spur" de Ishiyama (1958a), debería ser sinónimo de "knife".

Capape & Desoutter (1978) traducen esta pieza como "sentinelle".

- (15) *shield*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1922, Mem. V:238, complementado por Ishiyama, 1958a:207.

Cartílago laminar de gran tamaño, con forma subrectangular, que recuerda a la valva de algunos lamelibranquios. Su superficie medial está cubierta de un tejido epitelial, donde en ocasiones se dibujan laminillas transversales paralelas. Ocupa gran parte de la cara interna del lóbulo ventral del glande, en especies del género *Raja*, con su borde libre afilado y visible en vista desde dorsal o ventral. Su conformación depende del desarrollo del cartílago ventral terminal.

Se ha descrito el "shield" en todas las especies del género *Raja* Vg. Leigh-Sharpe (1922, 1924, 1926); Ishiyama (1958a); Stehmann (1970); Hulley (1972a), etc. También se ha encontrado en todas las especies del género *Breviraja* Vg. Hulley (1972b); Stehmann (1976a, b); McEachran & Compagno (1982). McEachran (1983) ha señalado su presencia en especies del género *Psammobatis*. (sh, Figs. 22, 24, 25, 28, 37, 38). Capape & Desoutter (1978) traducen "shield" como "bouclier".

- (16) *signal*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1922, Mem. V:237; 1924, Mem. VII:569 y complementado por Stehmann, 1970:86.

Almohadilla carnosa, o a veces endurecida, que parece el pie de un molusco bivalvo, situada en la cara interna del lóbulo ventral del órgano copulador. Se sitúa entre el extremo proximal del "shield" y el "pseudorhipidion", posterior al hipopilo. Durante la erección, se mueve en sentido lateral en un ángulo de 180°, de modo que su borde libre, que apunta en condición relajada hacia el interior, queda orientado hacia afuera. Su conformación depende del desarrollo del cartílago accesorio terminal 3.

Leigh-Sharpe (1922, Mem. V, 1924, Mem. VII) describe este elemento en *Raja clavata*, *R. blanda* (:*R. brachyura*) (si, Figs. 38 C, G), *R. fullonica*, *R. undulata*, *R. radiata*, *R. naevus*, *R. marginata* (:*R. alba*), *R. maculata* (:*R. montagui*). Stehmann (1970) corrobora su presencia en *R. clavata*, *R. brachyura*, *R. montagui* y *R. undulata*. Hulley (1970, 1972a) señala su existencia en *R. clavata*, *R. straeleni*, donde se forma a partir de los cartílagos accesorios 3 y 4. Tam-

bién indica que hay un "signal" en *R. miraletus*, con participación solamente del cartílago accesorio terminal 3. Capape & Desoutter (1978) lo determinan en *R. radula*.

- (17) *spike*. Propuesto por Leigh-Sharpe, 1922, Mem. V:237, complementado por Ishiyama, 1958a:206.

Soporte cartilaginoso, de forma y tamaño muy variables, aunque en general aparece como un rectángulo angosto y alargado, terminado en punta, orientado en sentido longitudinal. Se localiza en la cara interna del lóbulo ventral y parte terminal del mixopterigio, próximo al "sentinel" aunque más distal respecto a él. Las diferentes formas del "spike" están asociadas a la conformación del cartílago accesorio terminal 2.

Se ha descrito en muchas especies del género *Raja* (Leigh-Sharpe, 1922, Mem. V; 1924, Mem. VII; 1926, Mem. XI; Ishiyama, 1958; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a). También en especies de *Breviraja* (Hulley, 1972b; Stehmann, 1976a, b; McEachran & Compagno, 1982) y en especies del género *Psammobatis* (McEachran, 1983) (sk, Figs. 22, 24, 25, 28, 33, 36, 37, 38). Capape & Desoutter (1978) traducen "spike" como "pointe".

2.3. Morfología interna de los órganos copuladores o mixopterigios

2.3.1. Generalidades

- (1) Parte de la aleta y cintura pélvica en macho de Rajidae.

La nomenclatura utilizada es en parte la de Jungersen (1899), Frechkop (1925) e Ishiyama (1958a). La Fig. 39 ilustra el esqueleto de la aleta y cintura pélvica en un macho de *Symterygia sp.*, de 47 cm de LT, en base a una radiografía. El cartílago basal de la aleta pélvica (B) o basipterigio articula anteriormente con un proceso posterior de la cintura pélvica y hacia atrás con un cartílago intermedio proximal o b_1 ; éste a su vez, se une caudalmente con un segundo cartílago proximal o b_2 . En posición dorsal a b_1 y b_2 y cubriendo totalmente a este último y parcialmente a b_1 , se localiza el cartílago β . Caudalmente y siguiendo el eje longitudinal de la serie basipterigio, b_1 y b_2 se encuentran el esqueleto del apéndice copulador ("appendixkeleton" de Jungersen). El rayo

más anterior de la aleta pélvica (P_2) o rayo marginal (R) está enormemente desarrollado y articula internamente con un proceso lateral de la cintura pélvica (cp). También el segundo y tercer rayos articulan con el proceso lateral. Desde el 4° al 15° rayos, articulan con la cara lateral externa del basipterigio (B). El cartilago intermedio proximal b_1 sostiene cuatro rayos. El cartilago b_2 no está asociado con rayos de la aleta pélvica.

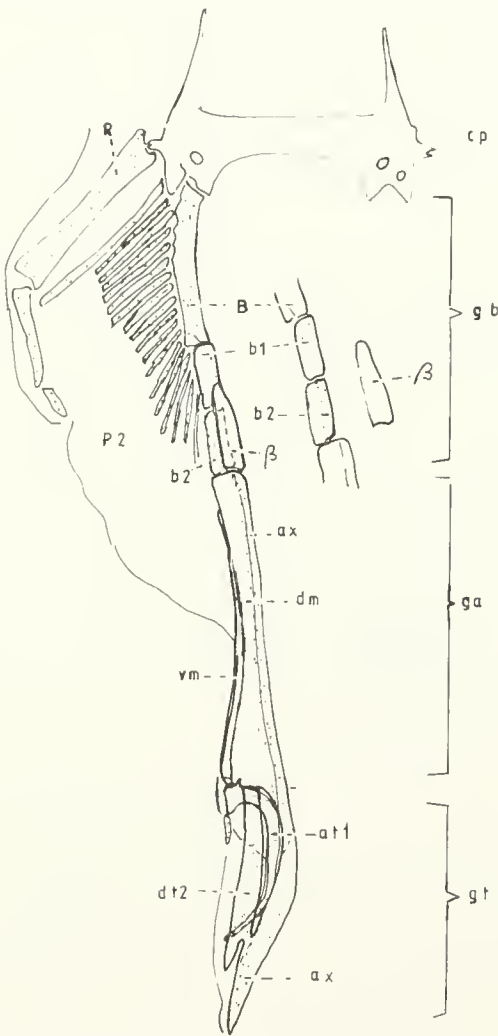


FIG. 39. Visión dorsal del esqueleto de la cintura y aleta pélvica y órgano copulador izquierdo de *Sympterygia sp.* Ejemplar macho de 47 cm LT. -at1: cartilago accesorio terminal 1; -ax: cartilago axial; -B: basipterigio; -b1, b2: segmentos intermedios proximales b1 y b2. - β : cartilago beta; -cp: cintura pélvica; -dm: cartilago dorsal marginal; -dt2: cartilago dorsal terminal 2; -ga: grupo axial; -gb: grupo basal; -gt: grupo terminal; -P2: aleta pélvica; -R: rayo marginal; -vm: cartilago ventral marginal.

(2) Partes de la aleta pélvica en una hembra de Rajidae.

La Fig. 40 ilustra el esqueleto de la aleta pélvica de una hembra de *Sympterygia sp.* de 51 cm LT. El cartilago marginal (R) y los rayos 2°, 3° y 4° articulan con el proceso lateral de la pelvis. El extremo anterior del basipterigio (B) se une al extremo posterior de la pelvis. El cartilago basal se une lateralmente con los rayos 5° al 20°. El cartilago b_1 lleva tres rayos y el b_2 aparece unido a dos rayos. La hembra carece de cartilago β y de "appendixkeleton". Jungersen (1899) supone que el último rayo de la aleta pélvica en el macho se transformaría en el apéndice-tallo (: cartilago axial).

(3) "appendixkeleton" (Fig. 39).

El apéndice consta de un tallo cilíndrico y una parte terminal bulbosa o dilatada. El tallo es un canal longitudinal, formado por tres cartilagos: el axial (ax), que corre a lo largo del margen interno del tallo y los cartilagos dorsal marginal (dm) y ventral marginal (vm) que cubren el dorso y vientre del cartilago axial, dejando una hendidura longitudinal en el borde externo, que es muy estrecha y no puede abrirse, por la inmovilidad de los cartilagos marginales. La parte terminal dilatada tiene un número variable de cartilagos según las especies y se disponen en la cara dorsal y ventral del glande, disponiéndose algunos de ellos como continuación de los cartilagos marginales dorsal y ventral, y presentando un grado de asociación mayor o menor con el cartilago axial, el que siempre queda situado en el margen interno. La hendidura longitudinal externa se ve abierta y con ancho variable, de acuerdo a la movilidad de los elementos terminales.

(4) Esqueleto primario y secundario.

Jungersen (1899) estudia la formación del órgano copulador, asociado al crecimiento de *Somniosus microcephalus*, encontrando que en su edad juvenil (2,5 m LT) hay una sola pieza en el tallo, el tallo del apéndice (:cartilago axial). Cuando este cartilago se hace más largo que el basal (: basipterigio) aparecen tres piezas terminales, estando los cartilagos marginales todavía ausentes. Según estos hechos, considera deseable distinguir un esqueleto primario y otro secundario, de acuerdo al orden de

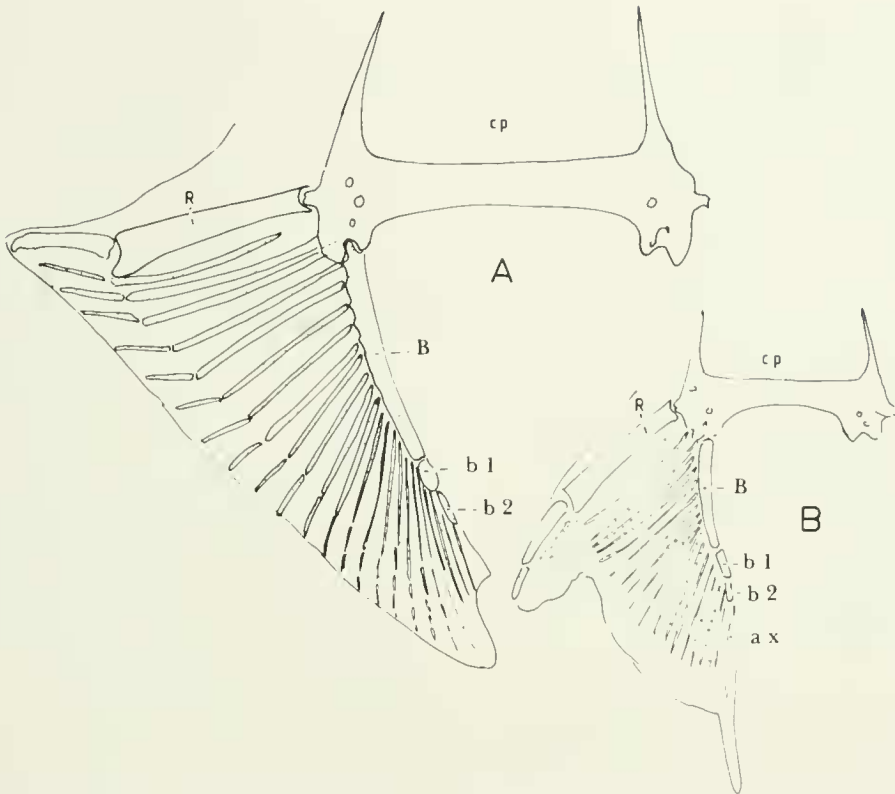


FIG. 40. Cinturas y aletas pélvicas del lado izquierdo de *Sympterygia* sp. A: ejemplar hembra de 51 cm LT. B: ejemplar macho juvenil de 37 cm LT. -ax: cartilago axial; -B: basipterigio; -b1 y b2: segmentos intermedios proximales b1 y b2; -cp: cintura pélvica; -R: rayo marginal.

aparición durante el crecimiento. Pertenecen al esqueleto primario un gran basal (: basipterigio), una o dos piezas cortas (: cartilagos intermedio proximales b₁ y b₂) y una unión terminal del tallo del apéndice (: cartilago axial), que es siempre el más largo. Además, el cartilago β, colocado dorsalmente, indica que estas piezas se encuentran en los machos jóvenes de plagiostomos y aun en los embriones. Durante el crecimiento, el tallo-apéndice (: cartilago axial) se prolonga, creciendo más que las otras partes y calcificándose en la superficie. El esqueleto secundario está formado por dos cartilagos marginales, el dorsal y el ventral, que se unen al cartilago axial. Además, se incluyen las piezas terminales que junto al "end-style" (: parte terminal del cartilago axial) forman el esqueleto de la parte terminal.

En este estudio, se ha examinado una radiografía de un ejemplar juvenil de *Sympterygia* sp. de 37 cm LT (Fig. 40 B), que nos indica la presencia de un basipterigio (B), dos cartila-

gos intermedios proximales, b₁ y b₂, y un esbozo de cartilago axial. No aparece el cartilago β y el b₂ llevaría también rayos.

(5) Clasificación de los cartilagos de la aleta pélvica, incluido el mixopterigio.

Ishiyama (1958a) propone una clasificación de los cartilagos de la aleta en tres conjuntos, según su distribución en ella: grupo basal, axial y terminal. En la Fig. 39 se ilustran estas agrupaciones y sus componentes. El grupo basal (gb) lo forman el basipterigio pélvico (B), los segmentos intermedios proximales (b₁, b₂) y el cartilago β. El grupo axial (ga) está compuesto por los cartilagos axial (ax) y los marginales dorsal (dm) y ventral (vm). El grupo terminal lo constituyen varios cartilagos que componen los elementos terminales del glande.

(6) Preparación del esqueleto del apéndice genital.

Stehmann (1970) propone macerar material fresco en una solución de hidróxido de so-

dio (NaOH) al 10 por ciento. El proceso debe observarse directamente ya que la penetración en los tejidos es muy rápida. El desarrollo puede ser interrumpido en cualquier momento por lavado. El enjuague definitivo debe durar una o dos horas. En caso necesario se colocan nuevamente los componentes en la solución con baños intermedios, y esto puede repetirse varias veces hasta que los restos de tejido puedan ser eliminados. En caso de cartílagos delicados, como el dorsal terminal 1, se recomienda, después del lavado completo, una fijación en formalina al 10 por ciento durante una o dos horas. Con esto, se facilita el sacar el tejido por capas. Para preparar piezas esqueléticas de material fijado previamente en formalina, Capape & Desoutter (1978) recomiendan colocar los pterigópodos en agua caliente a una temperatura vecina a la ebullición.

(7) Importancia del esqueleto de los órganos copuladores en la taxonomía de los Rajidae.

Jungersen (1899) sugería que las diferencias encontradas en el esqueleto (parte terminal) del mixopterigio podían ser usadas para identificar diferentes especies, aun cuando compara solamente seis especies de Rajidae: *Raja batis*, *R. nidarosiensis*, *R. clavata*, *R. radiata*, *R. fyllae* y *R. circularis*. Ishiyama (1958a) considera que los elementos cartilagosos varían extensa y específicamente. Stehmann (1970) en su estudio de los Rajidae del Atlántico nororiental constata que los elementos cartilagosos de la punta del apéndice copulador posibilitan un diagnóstico claro de las especies.

2.3.2. Componentes del grupo basal

Huber (1901) compara el esqueleto basal en diferentes especies de condriactos, señalando que Rajidae presenta dos "Schaltknorpel" (: cartílagos intermedios proximales). En dos especies de *Pristis* reseña tres de estos elementos y cuatro en *Rhinobatus columnae* (: *Rhinobatos rhinobatos*). Considera que el número de cartílagos intermedios proximales es en general constante en las diferentes especies. Solamente destaca una variación de dos o tres en *Rhina squatina* (: *Squatina squatina*) y también de dos o tres en *Spinax niger* (: *Etmopterus spinax*). White (1937) estudia el esqueleto basal de una diversidad de condriactos, concluyendo que esas estructuras son factores más estables que las

piezas del grupo terminal, pudiendo tener importancia en estudio de filogenia de peces cartilagosos. Ishiyama (1958a) no encontró diferencias conspicuas en los cartílagos del grupo basal de las especies del género *Raja* que habitan aguas del Japón, ni con aquellas de los géneros *Bathyraja* y *Rhinoraja*, exponiendo que la morfología o cantidad de estos elementos son de poca utilidad en la identificación de especies o grupos de especies. Explorando posibles relaciones filogenéticas con otros taxones de Rajiformes, da argumentos que explicarían la secuencia Platyrrhinidae - Rhinobatidae - Rajidae. En *Platyrrhina sinensis* consigna cuatro cartílagos intermedios proximales; tres en *Rhinobatos schlegeli* y dos en Rajidae. Sin embargo, Jungersen (1899) y Huber (1901) describen cuatro cartílagos (b_1 a b_4) en *Rhinobatus columnae* (: *Rhinobatos rhinobatos*). Hulley (1972a) se plantea esta discrepancia y aunque no revisa *R. rhinobatos*, registra tres cartílagos intermedios en *Rhinobatos annulatus* y *R. ocellatus*. También encuentra dos piezas intermedias en especies de *Cruriraja*, *Raja* y *Bathyraja* de la familia Rajidae y dos componentes en la familia Anacanthobatidae, sugiriendo que en el Suborden Rajoidei el basipterigio se conecta al cartilago axial por dos segmentos intermedios (b_1 y b_2). En el presente estudio de algunos Rajidae del Pacífico suroccidental, de los géneros *Raja*, *Sympterygia* (Fig. 39) y *Psammobatis*, también se ha encontrado dos cartílagos intermedios proximales.

2.3.3. Componentes del grupo axial

La Fig. 41 ilustra los cartílagos del órgano copulador del lado izquierdo de *Raja flavivostrius*, donde se indicarán las partes de este conjunto. El grupo axial está formado por los cartílagos axial (ax), dorsal marginal (dm) y ventral marginal (vm). El cartilago axial es un cilindro que recorre el margen interno del tallo del clasper; anteriormente articula con el cartilago intermedio proximal b_2 y el cartilago β ; posteriormente, penetra en la parte terminal del glande, llegando hasta su extremo posterior. Jungersen (1899) denomina de modo diferente a este componente en el grupo axial y terminal: "appendix-stem b" y "style", respectivamente.

Los cartílagos marginales dorsal y ventral son dos placas largas, angostas y aplastadas

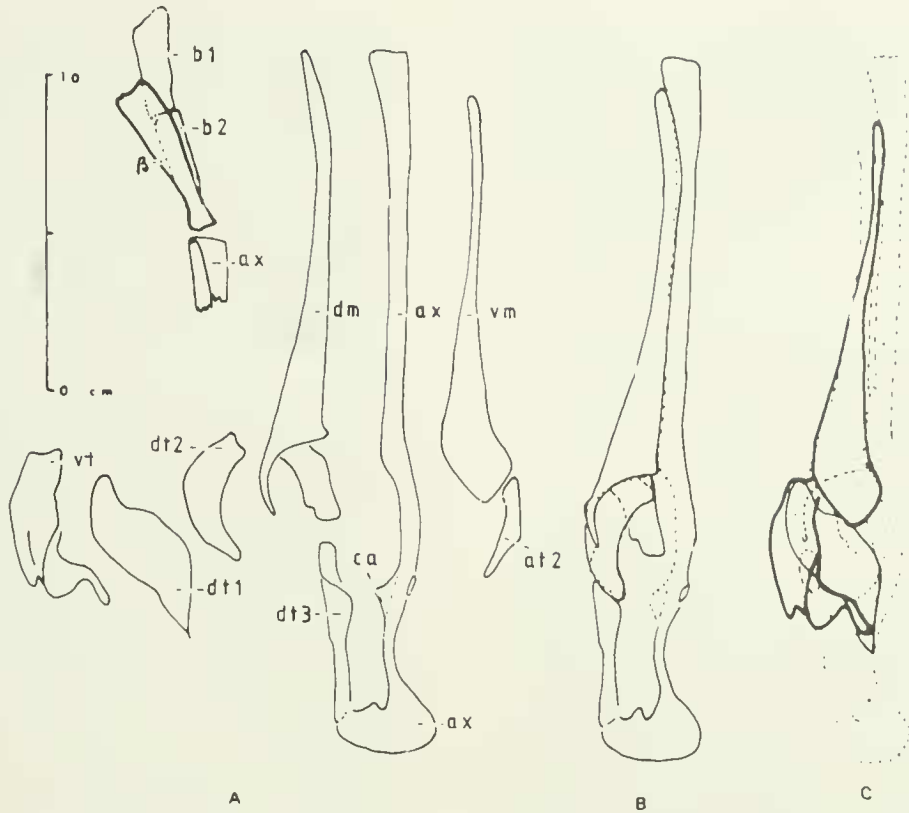


FIG. 41. Cartilago del órgano copulador del lado izquierdo de *Raja flavirostris*, en visión dorsal. A: órgano desarmado; -at2: cartilago accesorio terminal 2; -ax: cart. axial; -b1, b2: cart. intermedios proximales b1 y b2; β: cart. beta; -ca: cart. adherente del cartilago axial; -dm: cart. dorsal marginal; -dt1: cart. dorsal terminal 1; -dt2: cart. dorsal terminal 2; -dt3: cart. dorsal terminal 3; -vm: cart. ventral marginal; -vt: cart. ventral terminal; -B: órgano copulador con cartilagos "in situ", destacando la ubicación del dm, dt2 y dt3. C: igual que B, destacando la ubicación del vm, vt y dt1.

dorsoventralmente y muy delgadas. Sus márgenes internos están soldados a las superficies dorsal y ventral del cartilago axial. Sus márgenes externos están unidos entre sí en casi toda su extensión, separándose en su extremo posterior. Los cartilagos marginales y el cartilago axial conforman en su interior el tubo del mixopterigio, por donde escurren en el acoplamiento los productos gonádicos y el líquido producido por la glándula de la aleta pélvica. El cartilago dorsal marginal comienza próximo a la articulación del cartilago axial con el cartilago b₂, mientras que el ventral marginal se inicia aproximadamente 10 mm más caudalmente, dejando un espacio en el lado ventral, por donde penetra el conducto de la glándula del sifón, y es a su vez la puerta de entrada de los espermios y líquido espermático. Diferentes autores han descrito esta disposi-

ción de los cartilagos marginales en su parte anterior (Jungersen, 1899; Ishiyama, 1958a; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a). Distalmente, los cartilagos marginales terminan en forma variada. En *Raja trachyderma* (Fig. 23) el cartilago dorsal marginal se adelgaza, formando una varilla que penetra en la parte terminal. En *R. flavirostris* (Fig. 41) termina en una bifurcación, que aloja al cartilago dorsal terminal 2. Esta prolongación del cartilago en el grupo terminal se puede observar en algunas especies en su parte externa, configurando el "pseudorhipidion". Véase por ejemplo *Raja alba* (Fig. 27, tomada de Hulley, 1972) o *R. brachyura*, *R. clavata*, *R. montagui* (Stehmann, 1970). El cartilago ventral terminal en las especies recién mencionadas termina en forma ensanchada y con su borde posterior redondeado. Igual disposición se describe en

especies *Raja* de aguas del Japón (Ishiyama, 1958a) y del Atlántico nor y suroriental (Stehmann, 1970; Hulley, 1972a). En especies del género *Bathyraja* y *Rhinoraja* (Figs. 34, 35, 36) la parte posterior del cartílago ventral marginal se angosta y penetra en la fracción terminal hasta las proximidades del extremo del pterigópodo. Si esta prolongación se destaca externamente, configura el término "projection". Vg. en *Bathyraja spinicauda* (Fig. 36, tomada de Stehmann, 1970).

Se considera de interés taxonómico en consecuencia la morfología de la parte terminal de los cartílagos marginales.

2.3.4. Componentes del grupo terminal

Los cartílagos de este grupo se distribuyen en la punta del mixopterigio y se pueden clasificar en dos conjuntos, atendiendo a su disposición. Uno de ellos lo forman los cartílagos que son la continuación hacia atrás de los cartílagos marginales y axial. Al dorsal marginal le siguen caudal y sucesivamente los cartílagos dorsal terminal 2 y 3. Al ventral marginal prosiguen casi en forma paralela los cartílagos accesorio terminal 1 y 2, a los que se añaden si se presentan, los accesorios terminales 3 y 4. El cartílago axial se continúa en el margen interno de la fracción terminal. Una segunda agrupación son dos cartílagos que recubren externamente a los anteriormente nombrados. Dorsalmente, el cartílago dorsal terminal 1 y ventralmente al cartílago ventral terminal. Ambos forman una envoltura externa de la parte terminal. El número de elementos de este grupo en Rajidae varía entre cuatro y siete, siendo generalmente seis o siete en el género *Raja* (Stehmann, 1970). Hulley (1972a) consigna una variación entre siete y 10, incluyendo al parecer varios órdenes de Batoidea.

Cartílago axial (ax)

Es un cilindro menos calcificado que el dispuesto en el tallo. Jungersen (1899) lo llama "style" para diferenciarlo del "appendix-stem b" del tallo. La forma de él varía en las diferentes especies. En *R. flavirostris* (Fig. 41) se ensancha en su extremo y está aplastado dorsoventralmente, dando la impresión de una espátula. En *R. trachyderma* (Fig. 23) tiene la for-

ma de una cinta, más angosta que la parte correspondiente al tallo, no terminando en una dilatación, siendo su extremo redondeado. En *Sympterygia* sp. (Fig. 39), el "style" también es acintado y termina en punta aguzada. En *R. flavirostris*, y en la mitad de su recorrido, el "style" está firmemente unido a un cartílago adherente o cartílago apendicular (ca en Fig. 41). Este último se une laxamente con el cartílago dorsal terminal 2 ó 3, formando un puente, el "terminal bridge".

Cartílago dorsal terminal 1 (dt1)

Es una lámina delgada y ensanchada, cuadrada, rectangular, rómbica o de otra forma, que cubre dorsalmente a las estructuras terminales. También, a veces, cubre al "style" y parte de los cartílagos ventrales. Jungersen (1899) lo denomina "covering piece" señalando que se forma en la aponeurosis del músculo dilatador. También Petri (1878) lo denomina cartílago en forma de recubrimiento (Schuppenförmiger Knorpel). Estudios comparados de esta pieza en Rajidae, avalan su utilización taxonómica para caracterizar especies (Ishiyama, 1958a; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a). En *R. flavirostris* (Fig. 41) tiene forma romboidal, siendo su eje mayor de dirección transversal. En *R. trachyderma* (Fig. 23) es ovalado y su eje mayor tiene dirección longitudinal.

En especies de *Bathyraja*, *Rhinoraja* y algunas especies *Raja*, se desarrolla debajo del cartílago dt 1 una cavidad virtual, el "pseudosiphon", cuya abertura coincide con el borde externo de este cartílago (Fig. 29 ps y dt1). En especies *Cruriraja* (Fig. 32) se encuentran denticulaciones en el borde externo del dt1, cuya cantidad y longitud son variables y configuran externamente el "thorn".

Cartílago dorsal terminal 2 (dt2)

Los cartílagos dt2 y dt3 forman el borde o labio dorsal del bulbo terminal. El dt2 articula anteriormente con el cartílago dorsal marginal, y posteriormente lo hace con el dt3. En *R. flavirostris* (Fig. 41) el dt2 tiene forma de medialuna o de un gajo de naranja; en *R. trachyderma* (Fig. 23) es un bastón ligeramente aplastado dorsoventralmente. En *Sympterygia* sp. (Fig. 39) parece la hoja de un sable. Estudios morfológicos comparados indican que la con-

formación de este cartilago tiene valor para diferenciar especies (Ishiyama, 1958a; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a). Jungersen (1899) lo nomina cartilago Td y Petri (1878) se refiere a él como pequeña lámina en forma de recubrimiento (Kleinere Schuppenlamelle). En varias especies *Raja* se establece una unión con el cartilago axial. Así, Jungersen (1899) describe que el extremo posterior del dt2 en *R. batis* está firmemente conectado al "style" (cartilago axial) por medio de una prolongación cartilaginosa, el "cartilaginous bridge", que el autor considera que no es una pieza independiente. En *R. clavata* también observa una unión de la parte distal del dt2 con el "appendix-style", pero está conformada por tejido blando. Stehmann (1970) describe un cartilago puente o "terminal bridge" entre el cartilago axial y del dt2 en *Raja brachyura* y *R. montagui* (Fig. 31). Posteriormente se ha identificado este puente en varias otras especies (Stehmann, 1971; Hulley, 1972a). En algunas especies, el extremo posterior del dt2 penetra libremente en la parte terminal del glande; pudiendo reconocerse externamente como el "promontory". Véase *Breviraja colesi* y *Raja wallacei* (Fig. 26). El borde lateral externo del dt2 puede tener una serie de pequeños dientes que al sobresalir externamente configuran el término "pecten" (Vg. *Raja alba*, y *R. miraletus*, Fig. 27). Ishiyama (1958a) describe una elevación en el borde anterior del dt2 que se evidencia externamente en el "ridge" en algunas especies de *Bathyraja* (Vg. *B. isotrachys*, Fig. 29).

Cartilago dorsal terminal 3 (dt3)

En especies del género *Raja* tiene la forma de un bastón aplastado dorsoventralmente que forma el tercio o la mitad posterior del labio dorsal del bulbo. Véase *R. flavirostris* (Fig. 41) y *R. trachyderma* (Fig. 23). Anteriormente articula con el dt2 y posteriormente con el "style". En *R. flavirostris*, su extremo posterior es romo y truncado. En *R. trachyderma* termina en punta. En especies *Bathyraja*, el dt3 es más corto, más ancho y su configuración es variable (Ishiyama, 1958a, Fig. 9). Jungersen (1899) lo identifica en *Raja batis* y lo denomina cartilago Td2. Estudios de morfología comparada de este cartilago indican que muestra características específicas (Ishiyama, 1958a; Stehmann, 1970). En algunas especies, el extremo distal

del dt3 termina libremente en la cavidad de la parte terminal, constituyendo externamente el "spur" (Vg. *Raja wallacei*, Fig. 26). Hulley (1970, 1972a) describe en *Bathyraja smithii* un engrosamiento en el borde lateral externo del dt3 y lo identifica externamente como "ridge", aun cuando ese componente lo había definido Ishiyama (1958a) en el dt2.

Cartilago dorsal terminal 4 (dt4)

Es pequeño, alargado y tiene formas variadas. Hulley (1972a) lo encuentra asociado al dt3, ya sea cerca de la unión de éste con el dt2 (*Raja radiata*, *R. caudaspinosa*, *R. confundens*, *R. dissimilis*, *R. leopardus*, *R. wallacei* Fig. 26) o entre el dt2 y el "style" (ver *R. alba*, Fig. 27). Stehmann (1970) identifica el dt4 en *Raja radiata* y *R. hyperborea*, los que se encuentran asociados al tejido conjuntivo, sobre la superficie interna del cartilago dorsal marginal, próximo al extremo anterior del dt2 y dt3. Backman (1913, Fig. 86) encontró dos pequeños cartilagos fuertemente unidos en *R. radiata*, en igual posición que el dt4, a los que llamó "sesamoidea" y "oblongata". Stehmann (1970) supone que al estar estas piezas separadas del esqueleto, son más propiamente cartilagos dorsal terminal libres. En *R. fyllae*, este autor describe un dt4 de pequeño tamaño, asociado a las proximidades del extremo posterior del dt3.

Cartilago ventral terminal (vt)

La Fig. 23 ilustra el vt en *R. trachyderma*, que es una pieza de gran tamaño, con forma de medialuna o de J, que cubre gran parte de la superficie ventral de la parte terminal. Anteriormente, presenta una muesca u horquilla que encaja en el brazo externo del cartilago accesorio terminal I. El extremo distal forma una placa aplastada que tiene la apariencia de una hoja de hacha, y que articula con el cartilago axial. La parte media se extiende hacia afuera como un abanico, con sus bordes cortantes, constituyendo la lámina externa o "shield". El margen interno de la parte media forma una estructura angosta y alargada, separada del "shield" por un surco longitudinal. En *R. flavirostris* tiene una forma parecida, teniendo la parte terminal una prolongación, con la que se une con el extremo posterior del margen interno del cartilago dtl. Anterior-

mente, se apoya en el cartílago marginal ventral.

En estudios comparados de las especies *Raja*, se ha observado un plan similar al descrito en estas dos especies, pudiendo diferenciarse ellas por la diversa configuración que tienen sus diferentes sectores (Ishiyama, 1958a; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a).

El cartílago vt en especies *Bathyraja* y *Rhinoraja* tiene la forma de una lámina alargada, dilatada en su parte posterior y angosta en su extremo anterior, dando la impresión de una cucharilla (Figs. 35, 37). Aun cuando su conformación es más simple que la encontrada en especies *Raja*, también se demuestra especificidad en su diseño. Hulley (1972a) describe este cartílago en especies *Cruriraja* (Fig. 32) y en *Anacanthobatis marmoratus*, señalando que está ausente en *A. americanus*.

Jungersen (1899) lo denomina cartílago T3 y Petri (1878) lo nombra cartílago lk o "hakenformiger Knorpel" (: cartílago en forma de gancho). Frechkop (1925) lo designa cartílago Dv y plantea que esta estructura también se desarrolla en la aponeurosis del músculo dilatator.

Externamente, el cartílago vt moldea diferentes componentes. Así, la parte media y externa constituye el "shield". En la parte distal y dilatada de algunas especies *Raja*, se desprende una prolongación vermiforme, el "dike" (Fig. 35, dk). El extremo posterior redondeado de especies *Bathyraja* y *Rhinoraja* (Fig. 35) desarrolla externamente el "funnel", presentándose también en *Raja clavata* y *R. brachyura* (Stehmann, 1970), *R. straeleni* (Fig. 28, Hulley, 1972a) y *Gurgesiella dorsalifera* (Fig. 25, McEachran & Compagno, 1980). El extremo anterior del vt se presenta aguzado y alargado hacia adelante en especies de *Cruriraja* (Fig. 32) y *Anacanthobatis marmoratus*, estructurando en esa punta el "eperon".

Cartílago accesorio terminal 1 (atl)

En *R. trachyderma*, el cartílago atl tiene la forma de una Y, con sus brazos asimétricos, siendo de mayor longitud el brazo externo que recorre y se adapta al borde externo y posterior del cartílago ventral marginal. El brazo posterior parece una hoja de cuchillo y penetra libremente en la cavidad del glándula.

Un estudio comparado de este componente en especies del género *Raja* muestra que este diseño de Y está bastante extendido en todas ellas, con algunas excepciones como *R. radiata* y *R. hyperborea* (Stehmann, 1970) y *R. alba* (Hulley, 1972a). Los rasgos del cartílago muestran diferencias interespecíficas (Ishiyama, 1958a; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a).

En especies *Bathyraja* (Fig. 35) es un cilindro corto, de bordes irregulares y con dilataciones en diferentes alturas, que permiten caracterizar las especies. En *Rhinoraja* spp. (Fig. 34) la forma es subcircular con una pequeña protuberancia cefálicamente. En especies *Cruriraja* (Fig. 32) y *Anacanthobatis* spp. destaca la prolongación posterior que penetra en la parte terminal abierta del mixopterigio.

Jungersen (1899) lo describe como cartílago Tv2, destacando la prolongación posterior en forma de hoja de bayoneta, con bordes cortantes. También Petri (1878) reconoce esta característica, llamándolo cartílago bj, o "bajonettförmiger Knorpel" (: cartílago en forma de bayoneta).

Externamente, la parte posterior y libre se denomina "sentinel" en todas las especies Rajidae, excepto en *Bathyraja* y *Rhinoraja* que ha recibido el nombre de "knife" o "spur", de acuerdo a proposiciones de Ishiyama (1958a), Ishiyama & Hubbs (1968) e Ishiyama & Ishihara (1977). En el capítulo sobre elementos del lóbulo dorsal (2.2.2.) se dan argumentos para utilizar "spur" en ese lóbulo. En futuras revisiones de estos géneros sería recomendable considerar "knife" como sinonimia de "sentinel". Hulley (1972a) describe la pieza "knob" como protuberancias o espinas que se encuentran en la mitad del cartílago atl en especies *Cruriraja* (Fig. 32 Kb y atl).

Cartílago accesorio terminal 2 (at2)

Este cartílago en *R. trachyderma* es un cilindro que articula anteriormente con el borde posterior e interior del cartílago ventral marginal y el cartílago axial y posteriormente termina libremente en la cavidad del bulbo, algo más atrás que la punta del atl. En las especies *Raja*, es generalmente un bastón recurvado que en algunas especies puede tener dos ramas, dando la impresión de una Y invertida.

Jungersen (1899) lo llama cartílago Tv, y Petri (1878) lo reconoce como cartílago st o

“stabförmige Knorpel” (: cartilago en forma de bastón).

Externamente, su extremo distal configura el “spike”. Hulley (1972a) describe en *Cruriraja parcomaculata* un proceso lateral del at2, que forma el “boss” (Fig. 30).

Cartilago accesorio terminal 3 (at3)

Trozo cartilaginoso de pequeño tamaño, de forma variada y específica de las especies, localizado en las proximidades del borde posterior del cartilago ventral marginal y por delante y encima de la unión con el atl y at2 o la de éstos con el axial. A veces, puede estar inserto en el tejido conjuntivo en alguna de las posiciones indicadas. Stehmann (1970) lo describe en *Raja brachyura*, *R. clavata*, *R. montagui*, *R. undulata* y *R. fullonica*. Hulley (1972a), además lo indica en *R. miraletus* y *R. straeleni* (Fig. 28).

Jungersen (1899) lo describe en *R. clavata* como cartilago da, y Petri (1878) lo llama “spatelförmiger Knorpelstück” (: cartilago en forma de pala). Moreau (1881) en su “Hist. nat. des Poisson de la France, vol 1”, citado en Jungersen (1899), reconoce que está formado por dos piezas, llamando al pequeño proximal “cartilago intermedio N° 4” y al más grande “cartilago accesorio N° 3”. Externamente estos cartilagos forman una almohadilla carnosa, el “signal” (Fig. 38).

Cartilago accesorio terminal 4 (at4)

Pieza cartilaginosa pequeña, unida muy fuertemente al at3. Stehmann (1970) lo señala en *R. brachyura*, *R. undulata* y Hulley (1972a) lo describe además en *R. miraletus* y *R. straeleni* (Fig. 38).

Externamente colabora en la formación del “signal”. En *R. straeleni* (Fig. 28), Hulley (1972a) observó cierta movilidad de esta pieza en torno al at3.

3. NEUROCRÁNEO

3.1. Generalidades

El estudio de la morfología de la región cefálica de los condriactos ha interesado a un número importante de investigadores, con el objeto de establecer relaciones de parentesco entre diferentes categorías taxonómicas. Parker

(1879) describe los componentes del cráneo de *Raja clavata* a través de varias etapas del desarrollo hasta el estado adulto y compara su estructura con la de los tiburones. Holmgren (1940) profundiza esa revisión en *R. clavata*, incluyendo cuatro períodos embrionarios y analiza las relaciones entre selacios y rayas, concluyendo que por el peso de las diferencias observadas, es preferible asumir un origen difilético de ellos, probablemente entroncados a un grupo de artrodiros o parientes de ellos. Este mismo autor, en 1941, establece una serie de características en común que presentan diversas familias de Rajiformes en la cabeza y esboza conclusiones filogenéticas que diferencian al conjunto de familias de Batoidea o peces cartilaginosos aplastados dorsoventralmente de todos los órdenes de pleurotremaidos o peces cartilaginosos con sus hendiduras branquiales a los lados del cuerpo. En 1942, Holmgren da un paso más, asociando los tiburones con los artrodiros coccosteos y las rayas con los artrodiros macropetalichtídeos, indicando que los caracteres que conectan estos grupos están en parte en los embriones y en parte en los adultos de los grupos actuales de los elasmobranquios. Los embriones de rayas muestran partes que son macropetalichtídeas y que en su desarrollo ontogenético se transforman y toman un aspecto de tiburón. Así, las rayas descienden de artrodiros como *Jagorina* y *Gemuendina*, según este autor.

En relación con la familia Rajidae, Bigelow & Schroeder (1948a, 1950) intentan una identificación de algunos géneros, considerando la presencia o ausencia del cartilago rostral y su longitud en relación al límite anterior que alcanzan los rayos pectorales en el rostro. Ishiyama (1952) plantea la necesidad de incluir elementos internos para la clasificación de las rayas. Añade a la definición de géneros la forma de los apéndices rostrales, la segmentación del cartilago rostral y algunas mediciones de la región cefálica. Heintz (1962) propone una serie de mediciones e índices craneométricos, en su estudio de tres especies *Raja*, y reseña las diferentes partes del neurocráneo de esas mismas especies, encontrando diferencias interespecíficas en la conformación de la región ótica y de las fontanelas, no pudiendo separar especies utilizando las mediciones antes nombradas.

Desde los estudios de Bigelow & Schroeder (1948a, 1950, 1953, 1962, 1965) y los de Ishiyama (1952, 1958a, 1967), los investigadores en taxonomía, sistemática y filogenia de Rajoidei han considerado la morfología craneana para definir en parte subgéneros, géneros y familias. Por ejemplo, Ishiyama & Hubbs (1968) distinguen los géneros *Breviraja* y *Bathyraja* por la forma y grado de desarrollo de los apéndices rostrales. Stehmann (1970) detalla seis subgéneros del género *Raja*, utilizando entre otros caracteres la forma y orientación de las cápsulas nasales en relación al plano medial, la forma de la región orbitotemporal, el tamaño de los arcos jugales, etc. Hulley (1972a) representa la estructura del neurocráneo de 20 especies de rayas que habitan aguas en el Atlántico suroriental, utilizando algunos de estos componentes para definir el subgénero *Rostroraja* del género *Raja* y la familia Crurirajidae. Hulley (1972b) incluye el ancho y longitud del cartílago rostral para separar especies *Gurgesiella* de *Pseudoraja*. Hulley & Stehmann (1977) redefinen el subgénero *Malacoraja* dentro del género *Raja* por características del mixopterigio y región cefálica y consideran que podría ser un taxón intermedio enlazando los géneros *Raja* y *Breviraja*. McEachran & Compagno (1979) defienden la hipótesis que *Pseudoraja* y *Gurgesiella* forman un grupo monofilético, porque ambos géneros comparten entre ellos más caracteres derivados que con cualquier otro taxón. Por ejemplo, tienen en común un septo interorbital reducido; cápsulas nasales con una expansión medial; placa basal extremadamente angosta; arcos yugales reducidos o ausentes. Como corolario de esta monofilia proponen la existencia de una sola familia: Pseudorajidae, que incluye a Gurgesiellidae. McEachran & Compagno (1982) argumentan que *Breviraja* es más parafilética que monofilética utilizando varios elementos asociados a la composición del esqueleto cefálico.

Esta breve visión histórica, ha mostrado que la morfología del neurocráneo aporta estructuras para definir órdenes, subórdenes, familias, géneros y subgéneros dentro de los Batoidea. En este capítulo se describirán los diferentes sectores de la región craneana, y las mediciones más utilizadas.

3.2. Partes del neurocráneo

En las rayas, el neurocráneo es aplastado dorsoventralmente, y en especies *Raja*, y en visión dorsal, da la impresión de un estuche de guitarra (Fig. 42), con una prolongación anterior o rostro (cr), y dos pares de dilataciones que sobresalen hacia los lados: las localizadas en la parte media son las cápsulas olfatorias o cápsulas nasales (cn), y las colocadas hacia atrás las cápsulas óticas o auditivas (ca). Entre ambas salientes se disponen las concavidades orbitarias que alojan los ojos.

En el cráneo se distingue un techo, un piso, paredes laterales, pared posterior y el rostro anterior. Todas estas superficies conforman una sola pieza esquelética cartilaginosa.

En la descripción de las partes de la región cefálica, algunas estructuras reciben diferentes denominaciones. Las autorías detectadas se indicarán a continuación de la proposición del componente, de acuerdo a la siguiente simbología: Daniel (1934): (DA); El-Toubi & Hamdy (1959): (E&H); Gegenbauer (1872), citado en Heintz (1962): (GE-HE); Heintz (1962): (HE); Holmgren (1940, 1941): (HO); Hulley (1972a): (HU); McEachran & Compagno (1979): (M&C).

Superficie dorsal

El cartílago rostral (cr) nace del borde anterior del espacio internasal y se dirige hacia anterior por el plano medio de la cabeza. En *Raja trachyderma* (Fig. 42), esta prolongación está fuertemente desarrollada y aplastada dorsoventralmente. En su extremo anterior se forman dos láminas laterales, los apéndices rostrales (ar), cuyos márgenes internos se fusionan en toda su longitud al nodo rostral (nr).

Las cápsulas nasales (cn) son dos enormes dilataciones globosas que sobresalen hacia los lados, desde la base del rostro, y protegen en su interior a las láminas olfatorias. El techo de ellas es convexo. En las proximidades de su borde anterior, y en su parte media, se abre el foramen del nervio profundo (fnp) (M&C) o foramen del nervio etmoideo (HU), rama del nervio oftálmico superficial. En la unión entre las cápsulas y el cartílago rostral se halla el foramen anterior para el canal preorbital (facp) (M&C) o foramen del nervio oftálmico

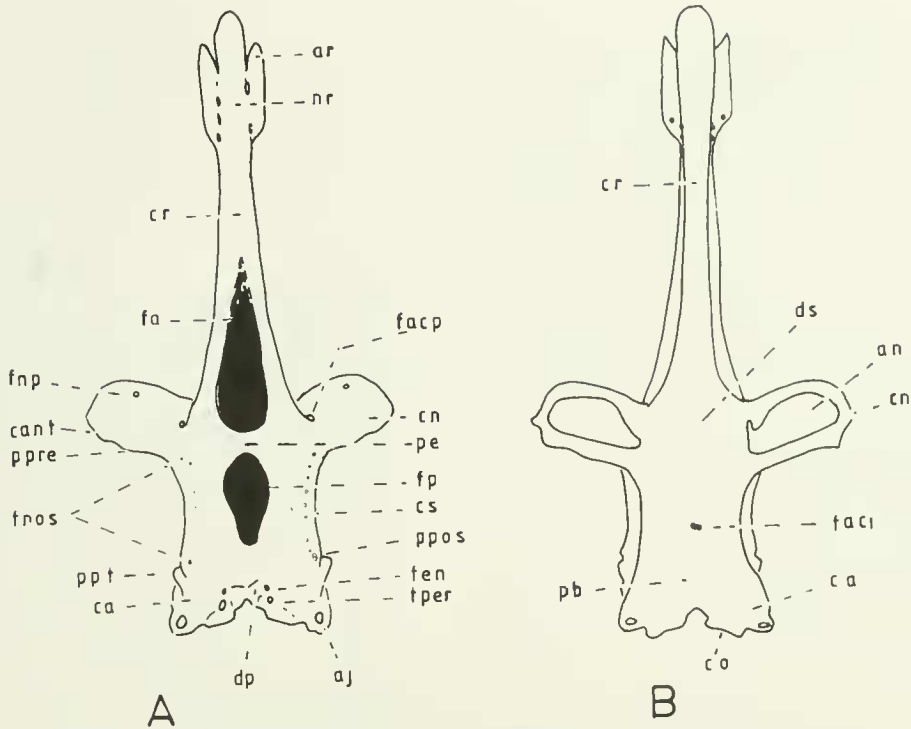


FIG. 42. Neurocráneo de *Raja trachyderma* en visión dorsal (A), y visión ventral (B). -aj: arco yugal; -an: abertura nasal; -ar: apéndice rostral; -ca: cápsula auditiva; -cant: cóndilo anteorbital; -cn: cápsula nasal; -co: cóndilo occipital; -cr: cartilago rostral; -cs: cresta supraorbital; -dp: depresión parietal; -ds: depresión subetmoidal; -fa: fontanela anterior; -faci: foramen de la arteria carótida interna; -facp: foramen anterior para el canal preorbital; -fen: foramen endolinfático; -fnos: forámenes para los nervios oftálmicos superficiales; -fnp: foramen del nervio profundo; -fp: fontanela posterior; -fper: foramen perilinfático; -nr: nodo rostral; -pb: placa basal; -pe: puente epifisial; -ppos: proceso postorbital; -ppre: proceso preorbital; -ppt: proceso pterótico.

(HU). En el borde posterior de las cápsulas, y hacia afuera, se extienden los procesos o cóndilos anteorbitales (cant), que articulan con los cartilagos del mismo nombre. También en la cara posterior de las cápsulas y en su parte media, se dispone el proceso preorbital (ppre), crista preorbitalis (HE) o cartilago preorbital (HO).

Entre las cápsulas nasales y en la base del cartilago rostral, se encuentra la fontanela anterior (fa), con forma de bote o punta de flecha. Hamdy (1959, 1960) considera que en especies *Raja*, esta fontanela anterior está formada de dos cavidades: una más cefálica, la fontanela precerebral, que conduce a la cavidad precerebral, dentro del cartilago rostral, y otra más caudal, la fontanela supracraneal anterior.

En la región orbital y en el plano medio, se localiza la fontanela posterior (fp) o fonta-

nela supracraneal posterior de Hamdy (1960), con un contorno que recuerda la forma de una pera, más angosta en su extremo caudal. Ambas fontanelas están separadas por un puente epifisial (pe). Los bordes laterales y dorsales de la órbita forman la cresta supraorbital (cs) que está perforada por una serie de pequeños agujeros que dan paso a ramas del nervio oftálmico superficial (fnos) (HU) o rama ótica del nervio facial (M&C). La cresta supraorbital llega anteriormente a la superficie posterior de las cápsulas nasales, formando el proceso preorbital, y posteriormente limita en un pequeño proceso postorbital (ppos) (HO).

La región ótica se extiende por detrás del proceso postorbital y comprende las cápsulas auditivas (ca) u óticas, destacando el proceso pterótico (ppt) (HO), que sobresale externamente. Entre las cápsulas óticas se sitúa la fosa

o depresión parietal (dp) (GE-HE) o fosa endolinfática (E&H). En esta concavidad se disponen cuatro perforaciones: dos anteriores, los forámenes endolinfáticos (fen) (HO), que comunican con el conducto endolinfático, y dos posteriores, los forámenes perilinfáticos (fper) (HO) o fenestra (DA), que enlazan con la "cavidad timpánica" (DA). Posterior a las cápsulas óticas, se localizan los arcos jugales (aj) o procesos postóticos o arcos jugulares (GE-HE), que son atravesados por el seno postorbital o vena jugular o vena cardinal anterior.

Cara posterior

La pared posterior del cráneo (Fig. 43) tiene la

forma de un rectángulo, ancho y de poca altura, con un gran orificio en el centro, el foramen magnum (fm). Dorsal a esta abertura se dispone la depresión parietal (dp) y los foramina endo y perilinfáticos. A los lados del foramen magnum y próximos a la superficie ventral se hallan los cóndilos occipitales (co), que articulan con la superficie articular anterior del synarcual cervical. Estos cóndilos, se continúan externamente con el proceso occipital (po), que no articula con el synarcual. El foramen del nervio vago (X) se encuentra por fuera y algo por dorsal del proceso occipital. En posición más externa y más hacia ventral, se sitúa el foramen del nervio glossofaríngeo (IX). Los arcos jugales (aj) constituyen los limi-

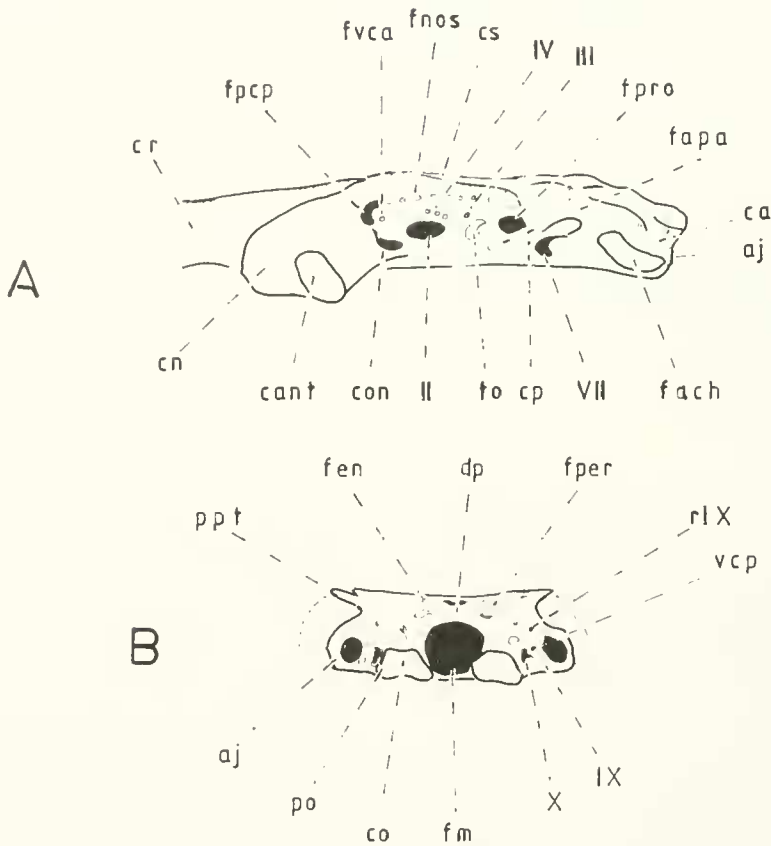


FIG. 43. Esquemas del cráneo de *R. trachyderma* para observar la morfología de su cara lateral (A) y posterior (B). Abreviaturas: foramen: f; nervio: n. -aj: arco yugal; -ca: cápsula auditiva; -cant: superficie articular para el cóndilo anteorbitario; -cn: cápsula nasal; -co: cóndilo occipital; -con: canal orbitonasal; -cp: comisura prefacial; -cr: cartilago rostral; -cs: cresta supraorbital; -dp: depresión parietal; -fach: faceta articular del cartilago hyomandibular; -fapa: f. arteria pseudobranquial aferente; -fen: f. endolinfático; -fm: f. magnum; -fnos: f.n. oftálmico superficial; -lpcp: f. posterior canal preorbital; fper: f. perilinfático; fvca: f. de la vena cerebral anterior; -po: proceso occipital; -ppt: proceso pterótico; -rIX: rama lateral del n. vago; -to: tallo óptico; -vcp: f. de la vena cerebral posterior; -II: f. n. óptico; -III: f.n. motor ocular común; -IV: f.n. patético o troclear; -VII: f. de la rama hyomandibular del nervio facial; -IX: f. n. glossofaríngeo; -X: f. n. vago; -fpro: foramen proótico.

tes laterales de la pared posterior del neurocráneo. Entre el arco jugal y el foramen del vago, se abre paso el foramen de la vena cerebral posterior (vcp), y dorsal a ella, la abertura para la rama lateral del nervio vago (rl X). Hacia dorsal y afuera de la cara posterior cefálica, sobresale el proceso pterótico (ppt).

Superficie ventral

Es una extensión bastante plana que va desde la región occipital hasta el inicio del rostro (Fig. 42). Las cápsulas nasales (cn) presentan una amplia abertura (an). Entre ellas se insinúa una depresión subethmoidal (ds) poco profunda. Anteriormente, las placas trabeculares embrionarias forman el cartilago rostral (cr), que en esta superficie es más angosto que en una vista desde dorsal.

En la parte media del espacio interorbitario se localizan dos pequeñas aberturas que dan paso a las arterias caróticas internas (faci). Las rayas carecen de placas infraorbitales, que sirven de piso a las órbitas en los tiburones. Por esta ausencia, se pueden observar con más claridad que en una vista desde dorsal, el angosto espacio interorbital.

La región auditiva (ca) se destaca como una expansión lateral de los cartílagos paracordales embrionarios, que se transforman en el adulto en la placa basal (pb).

En el extremo posterior del piso del cráneo se excava una muesca que separa los dos cóndilos occipitales (co).

Superficie lateral

Cefalocaudalmente se reconocen las regiones rostral (cr), nasal (cn), orbital y ótica (ca).

En la cara externa de las cápsulas nasales y en las proximidades de su borde ventral se encuentra la superficie articular del cóndilo anterior orbitario (cant).

La cavidad orbitaria está limitada dorsalmente por la cresta supraorbital (cs), recorrida por una serie longitudinal de perforaciones, los forámenes del nervio oftálmico superficial (fnos) (HU) o rama ótica del nervio facial (M&C). La abertura anterior de esta corrida, es de mayor tamaño y corresponde al foramen posterior del canal preorbital (fpcp) (M&C) o foramen del nervio oftálmico (DA), que da salida a la rama oftálmica superficial del ner-

vio facial. El foramen posterior de esta secuencia, de gran tamaño es el foramen proótico de los nervios V y VII (fpro) (HU) o fisura orbital (DA), por donde emergen el quinto y una considerable parte del séptimo par de nervios craneanos.

En la parte media de la cavidad orbitaria se destaca el gran foramen del nervio óptico (II), ovalado y con su eje mayor en sentido antero-posterior. Anterior a él y ventralmente está el canal orbitonasal (con) que deja paso a la vena facial. Dorsalmente al foramen óptico y algo posteriormente, hay tres pequeños agujeros que dan salida a ramas del nervio patético o troclear (IV). Por delante del foramen óptico y dorsal al canal orbitonasal, está el foramen de la vena cerebral anterior (fvca).

En la región media posterior, entre el foramen del nervio óptico y el foramen proótico se sitúa el tallo óptico cartilaginoso (to), y dorsal a él, el foramen del nervio motor ocular común (III).

En el extremo posterior y ventral de la cavidad orbitaria, se localiza el foramen de la rama hyomandibular del nervio facial (VII), separado del foramen proótico, por la comisura prefacial (cp). Por el lado ventral y hacia atrás del tallo óptico, y por delante del foramen del nervio facial, hay una pequeña abertura para alojar a la arteria pseudobranquial aferente (fapa) (HU) o arteria espiracular eferente (M&C).

En la región de las cápsulas auditivas (ca), en su parte ventral y posterior, se observa la faceta articular del cartilago hyomandibular (fach), orientada en sentido anteroposterior. El arco yugal (aj) une la parte posterior de esta concavidad con el extremo posterior de las cápsulas auditivas.

3.3. Mediciones del cráneo

Los estudios craneométricos en Rajidae han tenido poca importancia taxonómica, comparados con los aportes de la morfología del neurocráneo. Ishiyama (1952) hizo cuatro medidas en el cráneo de las rayas del Japón: su longitud total y su ancho máximo, además del largo del rostro y del apéndice rostral. Este autor, en 1958, da más importancia a la distancia rostral, y la mayor o menor extensión hacia adelante de los rayos pectorales en la región

de la cabeza, de acuerdo a las características genéricas expuestas por Bigelow & Schroeder (1948, 1953). Heintz (1962) propone 10 medidas del esqueleto cefálico y cinco índices que relacionan algunas de estas dimensiones, en su investigación sobre tres especies de rayas que habitan aguas del Atlántico nororiental: *R. batis*, *R. nidarosiensis* y *R. oxyrinchus*. Ella concluye que aunque la metodología no presenta dificultades especiales para su aplicación en Rajidae, no encontró diferencias significativas entre las especies analizadas. Hubbs & Ishiyama (1968), en la presentación de métodos para el estudio taxonómico de rayas, determinan 18 caracteres craneométricos, planteando que ellos se expresen como proporciones de la longitud del cráneo. Stehmann (1970) aplicó esta metodología a 15 especies de rayas del Atlántico nororiental, no encontrando diferencias entre ellas. Sin embargo, considera como resultados utilizables en la comparación específica, el largo del cartilago rostral y el de sus apéndices, así como la longitud de ambas fontanelas. McEachran & Compagno (1979, 1980, 1982), en sus estudios de Rajidae, utilizan las proposiciones de Hubbs & Ishiyama (1968), las que complementan con cinco nuevas definiciones.

En el presente estudio se considerarán las medidas empleadas por Krefft & Stehmann (1975) en su descripción de *Raja trachyderma*, y las que usa McEachran (1982a, 1983), en sus revisiones de los géneros *Sympterygia* y *Psammobatis*. Ellos investigan especies que son también examinadas en esta presentación. La aplicación de una metodología equivalente permitirá hacer comparaciones útiles. Las mediciones se ilustran en la Fig. 44.

1. *Longitud nasobasal*. Es la distancia, medida ventralmente, que va desde el rincón antero-medial de la cápsula nasal, a los lados del rostro, hasta la cara posteromedial del cóndilo occipital.

McEachran & Compagno (1979) proponen utilizar esta medida como variable independiente al computar proporciones, en vez de la longitud del cráneo, señalada por Hubbs & Ishiyama (1968); indican que esta última dimensión incluye a la longitud rostral que es altamente variable y que oscurece similitudes y diferencias en proporciones postrostrales.

2. *Longitud craneal*. Se mide en la superficie dorsal, desde la punta del cartilago rostral, o su extremo anterior, a la punta posterior externa del cráneo.

3. *Longitud del cartilago rostral*. La medida se toma en la cara dorsal, y va desde el extremo anterior del cartilago rostral a la máxima concavidad del margen que se forma en el axil de la cápsula nasal.

4. *Longitud de la prefontanela*. Desde la punta del cartilago rostral al borde anterior de la fontanela anterior.

5. *Ancho del cráneo*. Es la máxima distancia a través de las cápsulas nasales, medida dorsalmente.

6. *Ancho interorbital*. Es la menor dimensión del espacio interorbital, medida dorsalmente.

7. *Base del cartilago rostral*. Ancho basal del cartilago rostral medido dorsalmente. Para mayor precisión, se mide entre los forámenes de los nervios craneanos situados en la base del cartilago. Son los que corresponden al canal preorbital o foramen del nervio oftálmico.

8. *Longitud de la fontanela anterior*. Corresponde a la apertura de la fontanela anterior en la línea media. Esta dimensión puede ser menor que la tomada en diagonal en algunas especies.

9. *Ancho de la fontanela anterior*. Es el mayor ancho de la fontanela anterior.

10. *Longitud de la fontanela posterior*. Se mide en la línea media. Si existieran dos fontanelas posteriores, se tomarán ambas como medidas separadas.

11. *Ancho de la fontanela posterior*. Es el mayor ancho de la fontanela posterior. Si existieran dos fontanelas se medirán ambos anchos en forma independiente y se expresarán como valores separados.

12. *Longitud de la varilla rostral*. Es una parte del cartilago rostral y se mide por el lado dorsal, entre la punta del rostro y la base del cartilago rostral.

13. *Longitud del apéndice rostral*. Desde el extremo anterior del cartilago rostral, en su parte media, hasta la punta del extremo posterior del apéndice rostral. Se mide indistintamente por el lado dorsal o ventral.

14. *Ancho de los apéndices rostrales*. La mayor dimensión horizontal o transversal a través de los apéndices rostrales.

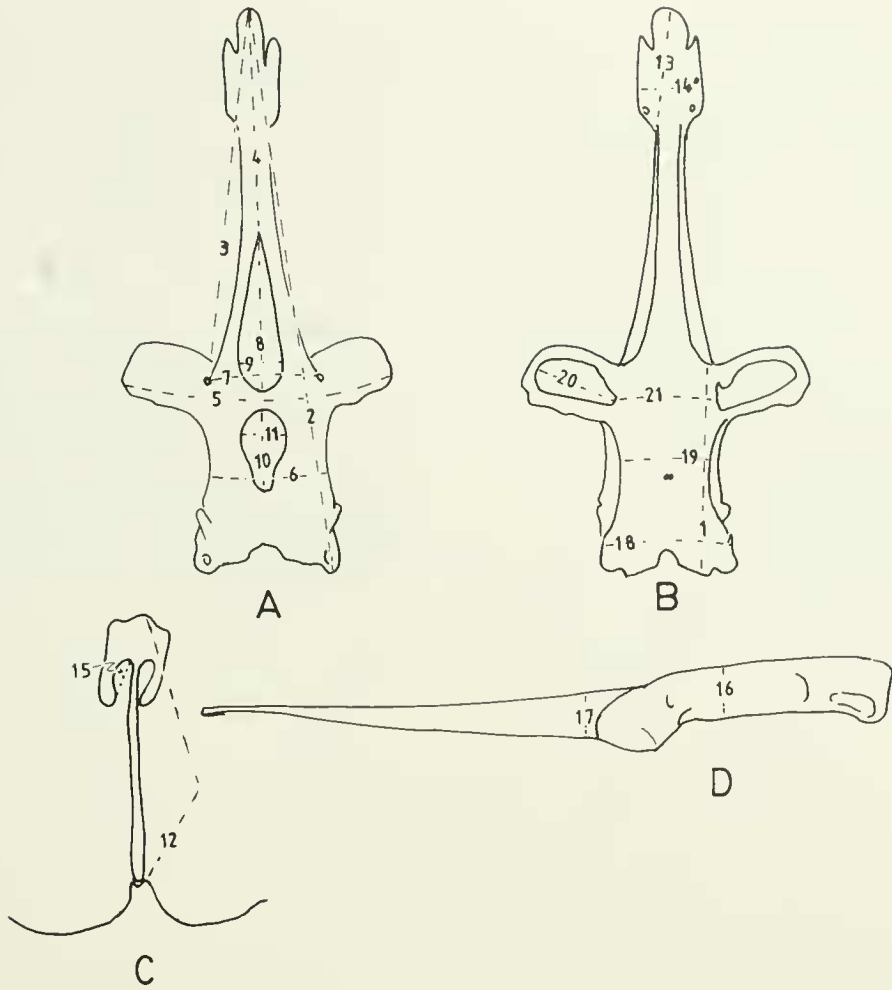


FIG. 44. Mediciones del cráneo en Rajidae. A, B, D, *Raja trachyderma* en visión dorsal (A), ventral (B) y lateral (D). C, rostro de *Sympterygia* sp. en visión dorsal. Los números corresponden a definiciones de medidas indicadas en el texto.

15. Longitud de la hendidura posterior del apéndice rostral. Desde el axil del apéndice rostral hasta el extremo posterior de él.

16. Altura del cráneo. El mayor grosor vertical del cráneo.

17. Altura del cartílago rostral. Mayor grosor vertical del cartílago rostral.

18. Ancho a través de las cápsulas óticas. Eje transversal del cráneo, a través de las paredes laterales de las cápsulas óticas, arriba de las facetas del hyomandibular y de los bordes opistóticos y debajo de las salientes esfenopteróticas.

19. Ancho menor de la placa basal. Ancho de la

placa basal en su unión ventrolateral con las paredes de la órbita.

20. Ancho mayor de la abertura nasal. Mayor dimensión transversal o diagonal a través de la abertura nasal o apertura ventral de las cápsulas nasales.

21. Ancho internasal. Menor distancia a través del interespacio entre las aperturas nasales.

22. Inclinación de las cápsulas nasales. Se considera una línea imaginaria transversa del neurocráneo, que une el borde anterior de las cápsulas nasales con el punto de unión de la cápsula con el rostrum. Se mide en grados. Vg. especies de *Raja* (*Dipturus*) tienen 15 a 21° (McEachran & Miyake, 1986).

4. CINTURA PÉLVICA

4.1. Generalidades

La forma de la cintura pélvica se ha utilizado como carácter taxonómico de apoyo para separar diferentes órdenes, subórdenes, familias y aun géneros o grupos de especies de peces cartilagosos. Garman (1877) la describe en los Batoidea como una barra transversa de cartilago, localizada a través del vientre, inmediatamente por delante de la cloaca. Señala que las diferencias de hábitat de estos peces se acompañan de distintas conformaciones de la pelvis. En *Pristis*, orden Pristiformes, es convexa anteriormente y no es muy grande y fuerte, siendo semejante a la de los tiburones. *Torpedo* (Fig. 45 B) del orden Torpediniformes, exhibe una barra arqueada, con concavidad hacia anterior. *Rhinobatos*, familia

Rhinobatidae, es parecida a la de *Raja* (Fig. 46), familia Rajidae, con una barra casi recta, fuerte, aplastada dorsoventralmente, con procesos delante de cada extremo. *Sympterygia* (Fig. 39) es ligeramente curva anteriormente y con largas y delgadas extensiones ilíacas que se dirigen hacia adelante. También reseña la estructura de la cintura en diferentes Myliobatiformes (Fig. 45 D). En 1913, este autor utiliza estos caracteres para complementar sus presentaciones de los subórdenes de Batoidei. Bigelow & Schroeder (1953) siguen esta línea y complementan sus caracterizaciones de subórdenes y familias de batoideos con el diseño de la pelvis. Hulley (1972) compara la forma de la cintura pélvica en diferentes familias, géneros y especies del suborden Rajoidei, encontrando características propias para las diferentes categorías taxonómicas estudiadas. Este autor

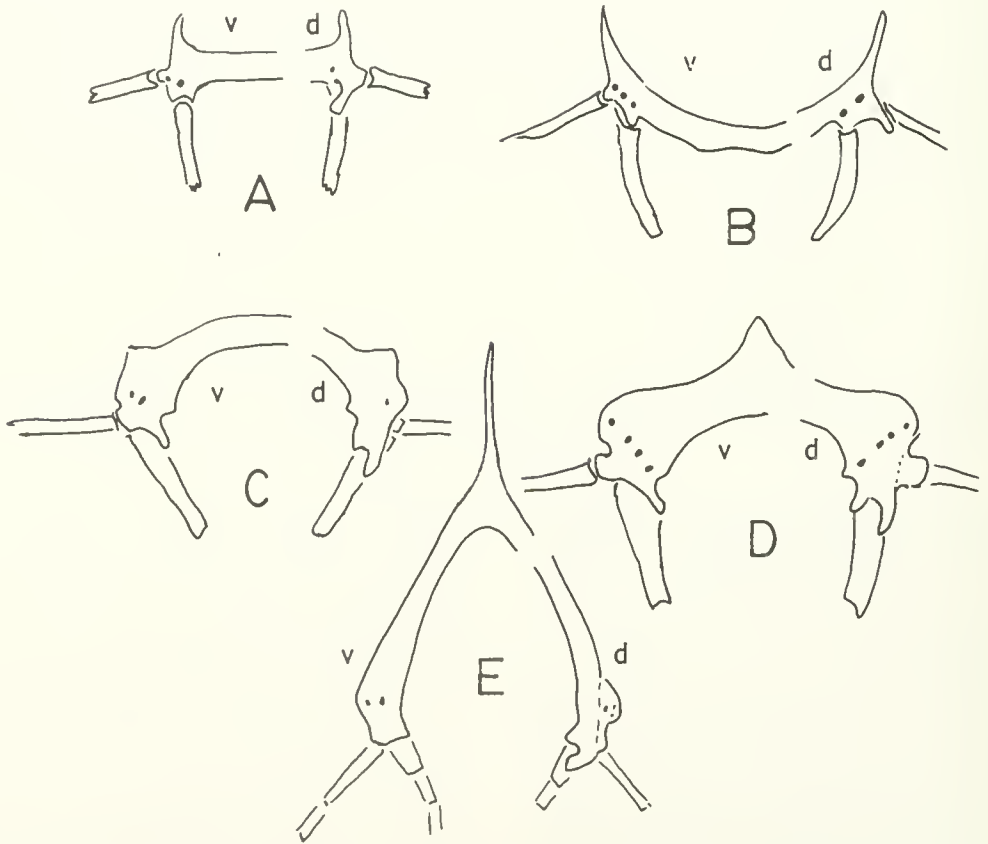


FIG. 45. Esquemas de cinturas pélvicas de diferentes familias, subórdenes y órdenes de Batoidea, con vistas de sus caras dorsales (d) y ventrales (v). A: *Uroptera agassizii* (: *Raja agassizii*), Rajidae, Rajoidei, Rajiformes; B: *Narcacion californicus* (: *Torpedo californica*), Torpedinidae, Torpediniformes; C: *Dasybatus marinus* (: *Dasyatis centroura*), Dasyatidae, Dasyatoidea, Myliobatiformes; D: *Myliobatus freminvillii*; Myliobatidae, Myliobatoidea, Myliobatiformes; E: *Mobula hypostoma*, Mobulidae, Mobuloidea, Myliobatiformes. Diseños tomados de Garman (1913).

señala también el dimorfismo sexual que presentan las especies de Rajoidei, siendo el borde posterior de la barra isquiopúbica fuertemente arqueada en los machos (Fig. 46) y más abierta en las hembras, dejando más distancia entre los tubérculos isquiopúbicos, asociado esto probablemente a la ovipariedad de las especies del suborden Rajoidei.

4.2. Partes de la cintura pélvica

Se detalla a continuación la morfología de la pelvis en *R. trachyderma* (Fig. 46).

Se pueden distinguir en ella dos secciones, una parte media y lateral anterior, la región isquiopúbica o barra pélvica transversa (bpt) y dos zonas laterales y posteriores, las regiones ilíacas, que en Rajidae están ligeramente expandidas.

La barra pélvica está aplastada dorsoventralmente y sus bordes anterior y posterior

tienen una convexidad hacia adelante. En el macho esta curvatura es más pronunciada (Fig. 46). De ambos extremos de la barra y en su parte anterior emergen dos salientes que se dirigen cefálicamente, los procesos prepélvicos laterales (pp). En los extremos laterales y posteriores se desarrollan los procesos ilíacos (pi), que son láminas subcirculares dispuestas en sentido vertical y dirigidas dorsocaudalmente. En ese mismo sector y desde la base del proceso ilíaco nace el tubérculo ilíaco (ti) que se orienta hacia afuera y algo ventralmente para articular con el extremo proximal del rayo marginal (Fig. 45). El margen posterior de la barra isquiopúbica limita en sus extremos con el tubérculo isquiopúbico (tip) que presenta dos salientes para articular con el extremo anterior del basipterigio (Fig. 39). En la base de la región ilíaca se distribuyen tres forámenes ilíacos u obturacionales (fo) que dan paso a algunos nervios raquídeos que inervan la aleta pélvica (Frechkop, 1925).

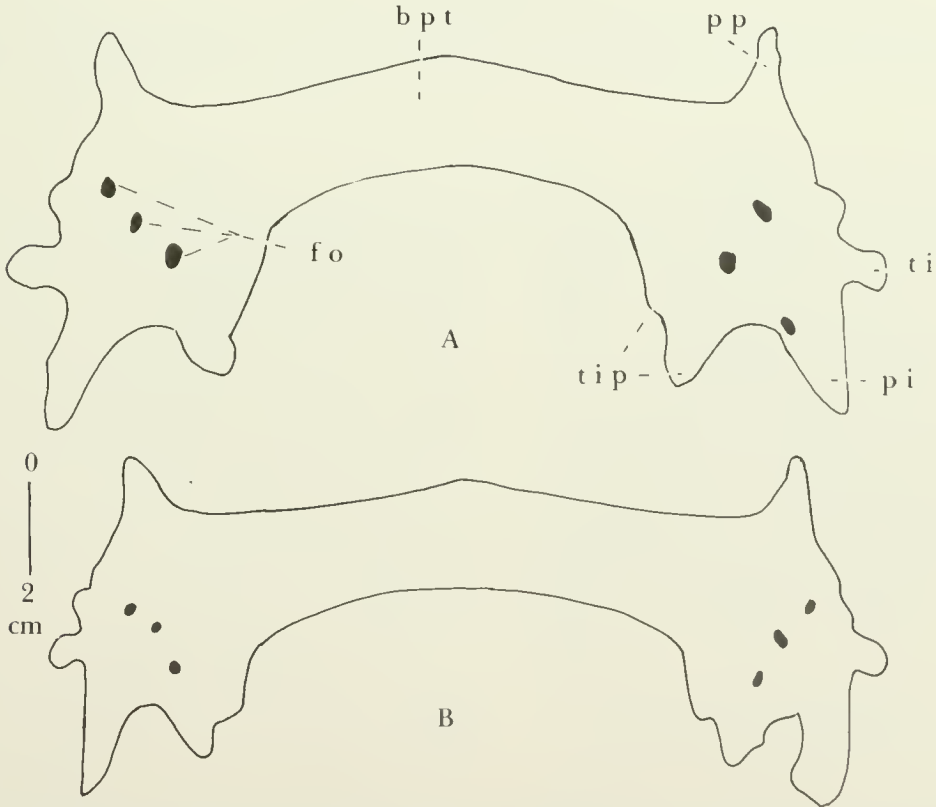


FIG. 46. Esquema de la región dorsal de la cintura pélvica de *Raja trachyderma*. A: ejemplar macho; B: hembra. -bpt: barra pélvica transversa; -fo: forámenes obturacionales para el paso de nervios raquídeos; -pi: proceso ilíaco; -pp: procesos prepélvicos laterales; -ti: tubérculo ilíaco; -tip: tubérculo isquiopúbico.

5. CINTURA PECTORAL
ESCAPULOCORACOIDES

5.1. Generalidades y partes
de la cintura

Se ilustrará su morfología en un ejemplar hembra de *Sympterygia lima* (Fig. 47).

En rayas, la cintura pectoral forma un anillo orientado transversalmente en el cuerpo, entre las cavidades branquial y abdominal. Este cilindro lo forman dos cartilagos: uno en forma de U, localizado ventrolateralmente, el escapulocoracoides (ec), y otro que cubre dorsalmente las dos ramas de la U, el supraescapular (su). La parte ventral de la cintura, con

forma de cinta aplastada dorsoventralmente, es la barra coracoidea (bc). Sus extremos laterales forman procesos que articulan con los cartilagos basales de las aletas pectorales. Desde esta superficie de unión se eleva dorsalmente y adentro, el proceso escapular (pe), en forma de lámina subrectangular, aplastada lateralmente. El borde dorsal e interno de este proceso articula en el techo de la cintura con el cartilago supraescapular (su). De este modo, se estructura el anillo completo de la cintura pectoral. El supraescapular, a su vez, articula con el synarcual cervical (sy), que es un conjunto de vértebras cervicales fusionadas.

La cara lateral izquierda del escapulocora-

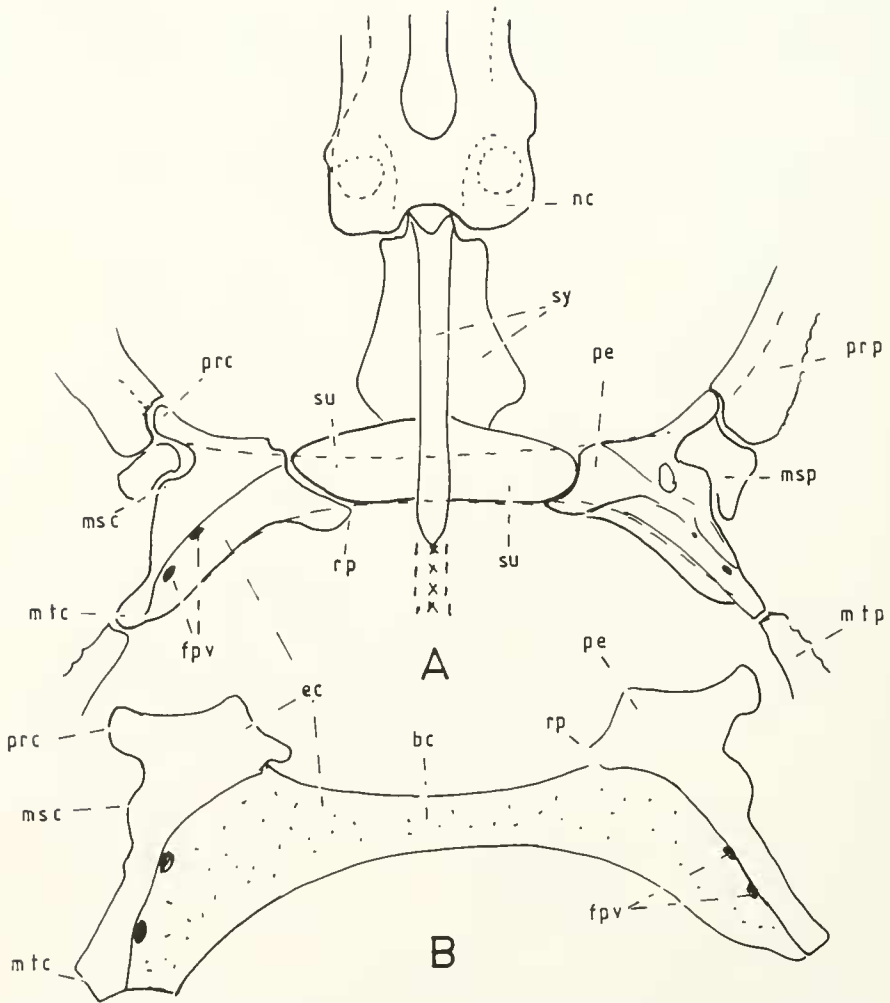


FIG. 47. Visión dorsal de cinturas pectorales de ejemplares hembras de *Sympterygia lima*, tomadas de una radiografía (A) y de una preparación anatómica de ella. -bc: barra coracoidea; -ec: escapulocoracoides; -fpv: foramina postventral; -msc: mesocóndilo; -msp: mesopterigio; -mtc: metacóndilo; -mtp: metapterigio; -nc: neurocráneo; -pe: proceso escapular; -prc: procóndilo; -prp: propterigio; -rp: rincón posterior; -su: supraescápula; -sy: synarcual cervical.

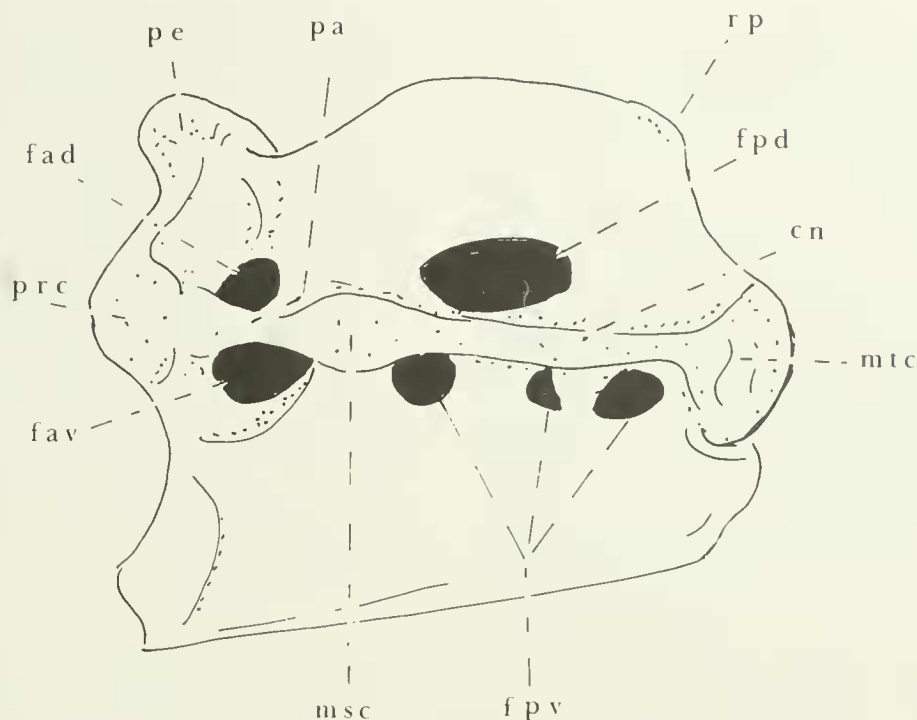


FIG. 48. Esquema del escapulocoracoides del lado izquierdo de un ejemplar hembra de *Sympterygia lima*. -cn: cresta neopterigial; -fad: fenestra anterodorsal; -fav: fenestra anteroventral; -fpd: fenestra postdorsal; -fpv: foramina postventral; -m sc: mesocóndilo; -m t c: metacóndilo; -pa: puente anterior; -pe: proceso escapular; -prc: procóndilo; -rp: rincón posterior.

coides de un ejemplar hembra de *Sympterygia lima* (Fig. 48) servirá para ilustrar los componentes de ese sector, cuya distribución y proporciones tienen importancia en la sistemática de los Batoidea. En conjunto, toma la apariencia de un rectángulo, con bordes dorsal, ventral, anterior y posterior. En la línea media longitudinal de esta superficie se distribuyen los cóndilos que articulan con los cartílagos basales de la aleta pectoral. Cefalocaudalmente son, el procóndilo (prc), mesocóndilo (m sc) y metacóndilo (m t c). Entre el pro y mesocóndilo se extiende el puente anterior (pa), y entre el meso y metacóndilo se esboza una saliente o cresta neopterigial (cn). Dorsal y ventral al puente anterior, se abren las fenestras anterodorsal (fad) y anteroventral. Dorsalmente a la cresta neopterigial se sitúa una amplia fenestra postdorsal y ventralmente a ella, se disponen tres foramina postventrales (fpv). Este conjunto de aberturas dan paso a vasos sanguíneos y nervios que irrigan e inervan a las aletas pectorales. Desde el borde dor-

sal, y de su parte anterior, emerge dorsalmente y hacia adentro el proceso escapular. Entre el borde dorsal y el borde posterior se encuentra el rincón posterior (rp).

Regan (1906) distingue los Pleurotremata (o tiburones) de los Hypotremata (rayas), entre otros considerandos, porque los primeros tienen las dos mitades de los arcos pectorales dorsalmente separados, mientras que las rayas presentan dorsalmente esas mitades unidas por medio de los cartílagos supraescapulares. En Batoidea, excepto Torpedinidae, esos cartílagos están firmemente unidos a las vértebras fusionadas, que en su parte media y dorsal forman una saliente o levantamiento longitudinal.

Compagno (1973) considera que esta firme unión de la cintura pectoral con la columna en las rayas, guarda relación con el movimiento de traslación de ellas, basado en movimientos ondulatorios de las aletas pectorales, que requieren un sólido soporte mecánico basal. En las rayas, con apariencia de tibu-

rones, que tienen aletas pectorales pequeñas (algunos Rhinobatidae y Pristidae), la unión a la columna vertebral es más débil y menos complicada y la cintura misma es más angosta y simple que en las rayas especializadas, con enormes pectorales, como los Myliobatoidea.

Compagno (1977) caracteriza la morfología de la superficie articular del escapulocoracoides y sus relaciones con la supraescápula y el synarcual para aportar diferencias entre los órdenes, subórdenes y familias de Batoidea. Así, establece que los Rajoidei tienen una desarrollada cintura pectoral, fuertemente unida al synarcual a través de sus supraescápulas. Señala que la superficie articular de la cintura se expande dorsolateralmente, probablemente para compensar el tamaño de las aletas pectorales. Indica que los forámenes vas-

culares y nerviosos en Rajidae son grandes, comparados con los de los Rhinobatidae que serían de tamaño pequeño (Fig. 49 A). McEachran & Compagno (1979) consideran la forma de la superficie lateral externa del escapulocoracoides, para distinguir géneros de Rajidae. Así, observan diferencias en esa estructura entre *Gurgesiella* y *Pseudoraja*. Proponen además algunas tendencias filogenéticas en el superorden, utilizando la morfología de este componente. En los primitivos batoideos (rhinobatoideos y pristoideos) (Fig. 49 A), el escapulocoracoides es más alto y corto, como en tiburones, con los tres cóndilos articulares para los basales pectorales de tamaño no muy grande, muy juntos en una línea horizontal y equidistantes en la cara lateral. Cuatro pequeños foramina neurovasculares están general-

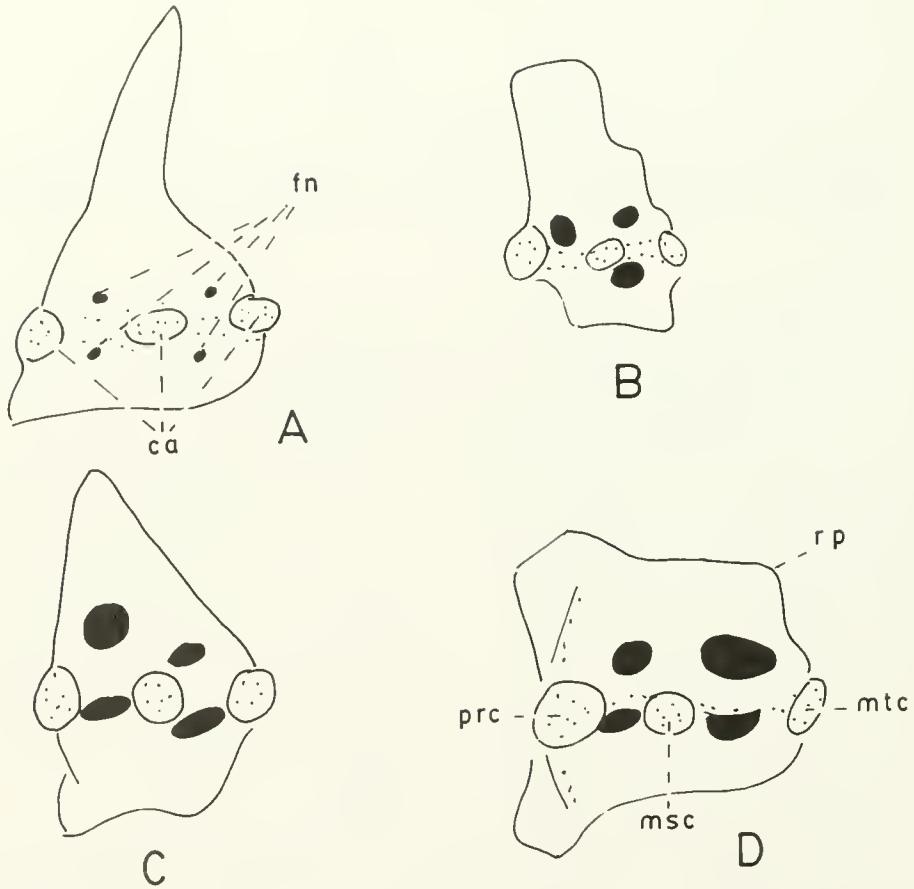


FIG. 49. Esquemas de caras laterales izquierdas de escapulocoracoides de diferentes especies. A: *Rhinobatos* sp.; B: *Breviraja spinosa*; C, D: *Psammobatis scobina*, ejemplar macho (C) y hembra (D). Esquemas: A, tomado de Compagno (1977); B, de McEachran & Compagno (1982); C y D, de McEachran (1983). -ca: cóndilos articulares; -fn: foraminas neurovasculares; -msc: mesocóndilo; -mtc: metacóndilo; -prc: procóndilo; -rp: rincón posterior.

mente presentes; un par arriba y un par abajo de los interespacios entre los tres cóndilos. El escapulocoracoides en Rajidae, que más se aproxima a ese tipo primitivo, se encuentra según estos autores en algunas especies de *Breviraja* y *Psammobatis*, y en algunos subgéneros *Raja* como *Amblyraja*, *Leucoraja* y *Rajella* (Fig. 49 C). McEachran & Compagno (1982) revisan 12 especies de *Breviraja* y usan consistentemente la forma de la cara lateral del escapulocoracoides para complementar la definición del género *Breviraja* y un nuevo género, *Neoraja*, así como para establecer relaciones filogenéticas dentro de la familia Rajidae. McEachran (1982a) analiza las especies nominales de *Sympterygia* (Fig. 48), incluidos sus escapulocoracoides. Establece las siguientes sinapomorfias o conjuntos de caracteres derivados de esta estructura: cara lateral de forma rectangular; expandida anteroposteriormente entre el meso y metacóndilo; múltiples foramina postdorsales o fenestra postdorsal expandida. McEachran (1983) estudia las especies de *Psammobatis* y discute su sistemática y filogenia. Encuentra que los escapulocoracoides de siete especies de este género presentan un fuerte dimorfismo sexual (Fig. 49 C y D).

Los de las hembras son más rectangulares, por poseer un rincón posterior más pronunciado y tener una distancia mayor entre meso y metacóndilo que los machos.

5.2. Mediciones de la cara lateral del escapulocoracoides

McEachran & Compagno (1979) proponen una serie de mediciones de la cara lateral de la cintura escapular que eventualmente pueden ayudar a distinguir especies o a separar subgéneros o géneros. McEachran (1983) agrega a esas proposiciones la longitud de la base coracoidea.

En este estudio se presentan estas medidas en la cara lateral izquierda de la cintura en una hembra de *Sympterygia lima* (Fig. 50).

1. *Longitud mayor*. Es la mayor distancia entre el procóndilo y el metacóndilo.

Esta medida se utiliza como variable independiente para las mediciones proporcionales.

2. *Altura mayor*. Es la mayor distancia que va desde el proceso escapular hasta la base del escapulocoracoides.

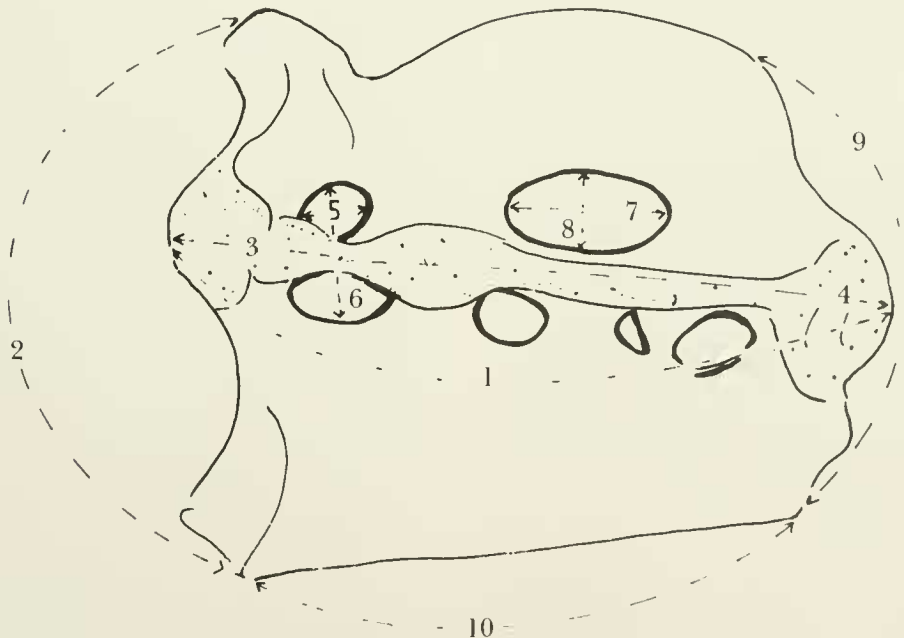


FIG. 50. Esquema de la cara lateral izquierda del escapulocoracoides de un ejemplar hembra de *Sympterygia lima*, para ilustrar sus diferentes medidas señaladas en el texto.

3. *Longitud premesocóndilo*. Es la mayor distancia, desde el procóndilo al punto medio del mesocóndilo.

4. *Longitud postmesocóndilo*. Es la mayor distancia entre el punto medio del mesocóndilo al metacóndilo.

5. *Longitud de la fenestra anterior*. Es la mayor distancia horizontal entre el borde anterior y posterior de la fenestra.

6. *Altura de la fenestra anterior*. Es la mayor distancia vertical entre el borde dorsal de la fenestra anterodorsal y el borde ventral de la fenestra anteroventral (si el puente anterior está presente) o la mayor distancia vertical entre los bordes dorsal y ventral de la fenestra (si el puente anterior falta).

7. *Longitud de la fenestra postdorsal*. Es la mayor distancia horizontal entre los bordes anterior y posterior de la fenestra.

8. *Altura de la fenestra postdorsal*. Es la mayor distancia vertical entre los bordes dorsal y ventral de la fenestra.

9. *Altura del rincón posterior*. Es la distancia vertical entre el rincón posterodorsal y la base del escapulocoracoides.

10. *Longitud de la base coracoidea*. Es la distancia longitudinal entre el borde anterior y posterior de la barra coracoidea en la base de la cara lateral de la cintura escapular.

6. NÚMERO DE VÉRTEBRAS

El conteo de vértebras se hace en base a radiografías o disecado de especímenes. Se consideran dos grupos de vértebras: las precaudales o abdominales y las caudales predorsales. Las precaudales, se cuentan desde la primera vértebra abdominal, hasta la inmediatamente anterior a la primera vértebra caudal predorsal. La primera vértebra abdominal se interpreta como el centro vertebral reconocible más anterior entre aquellos que están fusionados con la placa vertebral anterior o sinarcual cervical (Fig. 47 A). Las vértebras caudales predorsales se cuentan entre la primera vértebra caudal predorsal, hasta la vértebra que queda a la altura del margen anterior de la primera aleta dorsal. La primera vértebra caudal predorsal queda aproximadamente un centímetro hacia

la región caudal de la cloaca, y se reconoce por presentar espina hemal y tener menor longitud en relación a las vértebras que la anteceden. Esta primera vértebra es la que lleva la primera espina hemal. Es preferible hacer las disecciones en ejemplares frescos, utilizando agua caliente para despejar la musculatura y el tejido conjuntivo. Si se va a usar radiografías, se prepara el ejemplar, marcando los límites de las regiones con alfileres. Se clava un alfiler en sentido dorsoventral, un centímetro más atrás de la cloaca en una zona que palpando se reconoce un ligero levantamiento hacia la región ventral de la columna, y que corresponde a la primera o segunda espina hemal. Un segundo alfiler atraviesa en sentido dorsoventral la región caudal, al inicio de la primera aleta dorsal.

Las radiografías se toman en la superficie ventral, con la cara dorsal hacia abajo, y la región caudal doblada quedando en las proximidades del disco. Este método es propuesto por Hubbs & Ishiyama (1968). Ishiyama (1958a) estudia este carácter en Rajidae de aguas del Japón, permitiéndole separar algunos subgéneros. A nivel específico hay demasiada sobreposición en los contajes, no permitiendo en general separar especies.

7. NÚMERO DE RADIOS DE LAS ALETAS PECTORAL Y PÉLVICA

Estos contajes se hacen en base a disecciones o radiografías. Los radios quedan entre la musculatura epi e hipoaxial, y se descubren despejando la musculatura hipoaxial en la superficie ventral, que usualmente carece de agujones o espinulas. Los radios se cuentan próximos a la base de la aleta, porque en sus extremos distales se bifurcan. Los radios de la cintura pélvica pueden separarse entre los del lóbulo anterior y posterior, contándose separadamente. En *Sympterygia* sp. (Fig. 40 B) se cuentan tres radios en el lóbulo anterior, incluyendo el radio marginal (R), y 17 radios en el lóbulo posterior, excluyendo el cartilago axial (ax). Hubbs & Ishiyama (1968) consideran que pueden proveer una distinción específica. La mayoría de los autores que describen especies Rajidae incorporan estos contajes en sus estudios.

8. NÚMERO DE VÁLVULAS EN EL INTESTINO ESPIRAL

Se abre el intestino con una incisión longitudinal en su borde interno o externo desde la válvula pilórica hasta la glándula rectal. En *Raja flavirostris* (Fig. 51) se cuentan nueve espiras o vueltas. Hubbs & Ishiyama (1968) consideran que puede ser un carácter con valor diagnóstico potencial. Ishiyama (1958a) compara el número de espiras en rayas que habitan aguas del Japón, y encuentra que los valores se sobreponen en gran medida, no pudiendo este carácter servir para separar especies o géneros.

9. NÚMERO DE VÁLVULAS EN EL CONO ARTERIAL

Se abre el cono arterial con una incisión longitudinal en su superficie ventral. La Fig. 52 ilustra en *Raja flavirostris* la presencia de tres hileras longitudinales de válvulas semilunares, cada una de las cuales tiene cuatro válvulas, contabilizándose 12 en total. Ishiyama (1958a) estudia este carácter en las rayas de aguas del Japón, y concluye que el número de hileras longitudinales es siempre tres; el número de válvulas en una hilera varía entre tres y seis y el número menor predomina en las formas del norte del Japón. Es un carácter que no discrimina entre especies y eventualmente permite separar género *Raja* de *Bathyraja*.

10. CÁPSULA DEL HUEVO

10.1. Generalidades

Las especies de la familia Rajidae son ovíparas, poniendo cápsulas ovígeras que depositan en el sustrato. Su forma es rectangular (Fig. 53) y de sus extremos emergen cuernos anteriores y posteriores. Los cuernos posteriores son más largos, pueden poseer zarcillos y son los que primero emergen de la cloaca. Los bordes laterales tienen un margen aplastado, y forman las quillas laterales. Los márgenes anterior y posterior también tienen un reborde aplastado. El margen anterior es curvo y el posterior es recto. En la base de los cuernos se disponen fisuras o hendiduras longitudinales, que en un momento del desarrollo se despejan para

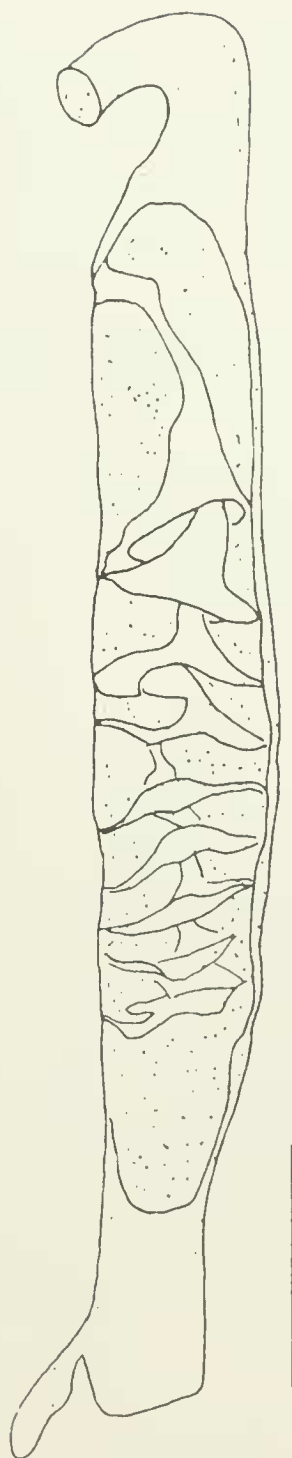


FIG. 51. Esquema de la superficie dorsal de la válvula espiral, abierta longitudinalmente de *Raja flavirostris*, para exponer sus espiras. El segmento indica 5 cm.

permitir la circulación de agua al interior del huevo. A veces estas hendiduras son reemplazadas por poros.

La superficie dorsal es más convexa que la ventral; ambas pueden ser lisas o rugosas, con presencia de tubérculos o espínulas. Cuando la cápsula emerge de la hembra, puede estar cubierta de una pilosidad que posteriormente puede desaparecer.

Las cápsulas del huevo han sido estudiadas por Clark (1922), Ishiyama (1958a, b), Hubbs & Ishiyama (1968), Ishiyama & Ishihara (1977), Ishihara & Ishiyama (1985), entre otros autores.

Ellos consideran qué caracteres de la cápsula tienen importancia para distinguir especies de rayas. Entre estos caracteres destacan la forma de la cápsula, textura, tamaño, longitud de los cuernos, localización de los poros o fisu-

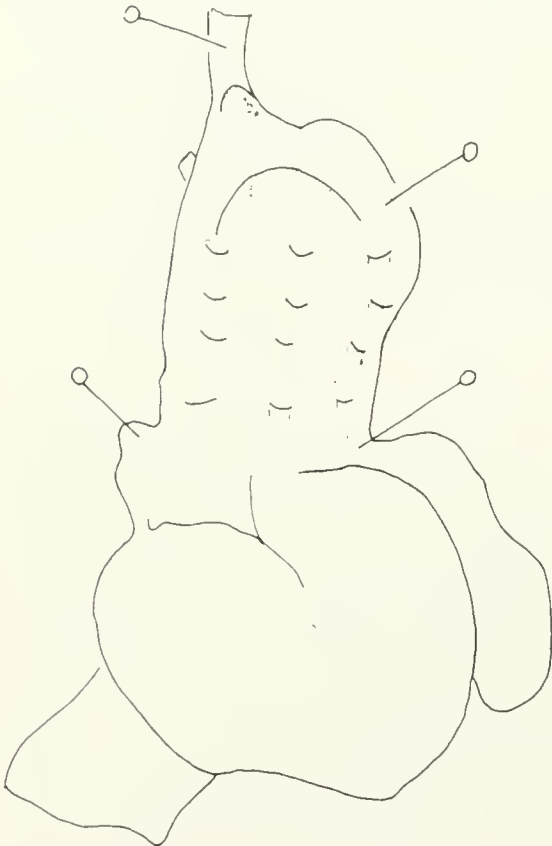


FIG. 52. Esquema de la superficie ventral del corazón, con el cono arterial abierto longitudinalmente para exponer las válvulas del cono, en un ejemplar macho de *R. flavrostris*.

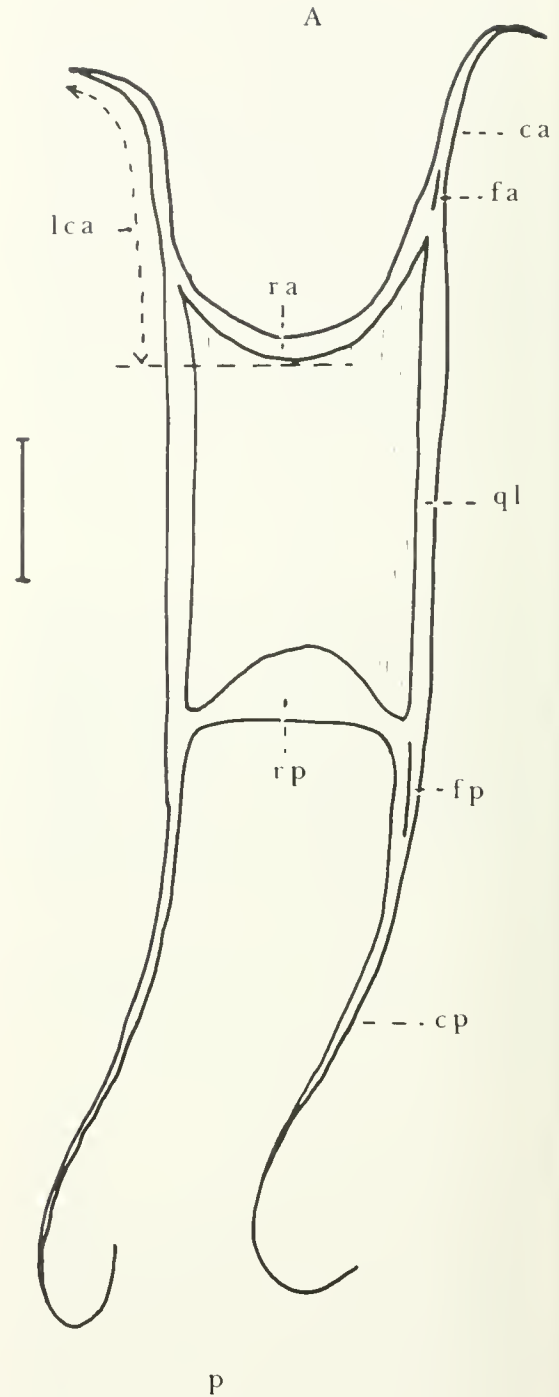


FIG. 53. Cápsula ovigera de *Sympterygia* sp. -A: anterior; -ca: cuerno anterior; -cp: cuerno posterior; -fa: fisura respiratoria anterior; -fp: fisura respiratoria posterior; -lca: longitud del cuerno anterior; -P: posterior; -ql: quilla lateral; -ra: reborde anterior; -rp: reborde posterior. La medida indica un centímetro de longitud.

ras, grosor de la quilla lateral y de los rebordes anterior y posterior y número y grosor de las capas histológicas y sus eventuales rugosidades en la capa externa.

10.2. Mediciones de la cápsula del huevo

1. Longitud. Máxima longitud a lo largo de la línea media entre los márgenes anterior y posterior, excluidos los cuernos.

2. Ancho máximo. Máxima dimensión transversa, generalmente en su parte central.

3. Ancho mínimo. Menor dimensión en sentido transversal.

4. Longitud del cuerno anterior. Distancia a lo largo del margen externo del cuerno hasta la punta de él. Se toma desde el punto donde una línea imaginaria transversal pasa tangencialmente al reborde anterior, borde interno, e intercepta el margen externo del cuerno. Se mide con un hilo o alambre flexible. (Fig. 53, 1ca).

5. Longitud del cuerno posterior. Distancia a lo largo del margen externo del cuerno hasta la punta de él. Se mide desde el punto donde una línea imaginaria transversal pasa tangencialmente al margen posterior, borde interno e intercepta el margen externo del cuerno posterior.

6. Longitud de la fisura anterior.

7. Longitud de la fisura posterior.

8. Ancho de la quilla lateral. Mayor grosor de la quilla lateral, generalmente en su parte media.

9. Ancho del reborde anterior. Corresponde al mayor grosor del reborde anterior, o zona donde las superficies dorsal y ventral están íntimamente unidas.

10. Ancho del reborde posterior. Mayor grosor del reborde posterior. Algunas especies carecen de este reborde ensanchado.

La longitud de los cuernos presenta una gran variación intraespecífica, siendo generalmente desiguales el izquierdo y el derecho. Se recomienda tomar la longitud de un cuerno anterior y uno posterior, eligiendo los que parezcan menos dañados. Ishiyama (1958a, b), Ishiyama & Ishihara (1977) e Ishihara & Ishiyama (1985), han utilizado características de la morfología de las cápsulas ovígeras y sus mediciones para distinguir especies de rayas.

10.3. Histología de la cápsula del huevo

En un corte transversal de la cáscara de la cápsula, se distinguen tres capas, una externa, una interna y entre ambas una capa pulposa. Las especies se distinguen por el diverso desarrollo de esas capas, pudiendo en algunos casos ser más gruesa la capa interna y en otros, la externa.

La superficie externa puede ser lisa o presentar rugosidades, espinulaciones o tubérculos. La histología de la cápsula ha sido analizada por Ishiyama (1958a, b) y por Ishiyama & Ishihara (1977).

11. ORGANOS ELÉCTRICOS

Se extienden longitudinalmente en la región caudal y ocupan el lugar de los músculos laterales en ambos lados de esa región. Tienen forma fusiforme, reduciendo su tamaño en los extremos anterior y posterior del órgano.

En el género *Bathyraja* son de tamaño reducido y distribuidos en la parte distal de la cola. En el género *Raja* son más desarrollados, extendiéndose desde las proximidades de la cloaca hasta el extremo de la cola (Ishiyama, 1955, 1958a). Para observarlos al microscopio se debe cortar transversalmente secciones de la región caudal, incluirlas en celoidina o polietilenglicol y teñirlas con el método de Giessen. Se pueden distinguir dos tipos de elementos eléctricos. Unos con forma de copa y otros con forma de disco. Los primeros corresponden a especies de *Bathyraja* y los segundos al género *Raja* (Ishiyama, 1955). El número de elementos varía según las especies entre 3.400 a 39.000 en un órgano. Los elementos son más numerosos en especies más grandes que en especies pequeñas. Taxonómicamente este carácter sirve para separar géneros o grupos de géneros de rayas.

CONCLUSIONES

En los últimos 30 años se ha ido configurando un determinado tratamiento sistemático de esta familia, que ha permitido definir con más seguridad las diferentes especies de ese grupo. Para ello, se ha utilizado caracteres de la

morfología externa, del neurocráneo, de los órganos copuladores y del escapulocoracoides. Menor peso taxonómico específico tienen la forma de la cintura pélvica, número de válvulas en el intestino y en el corazón, forma de los órganos eléctricos.

La gran mayoría de las especies de rayas presentan cambios morfológicos relacionados con el sexo y el tamaño de los individuos. Estas variaciones afectan al diseño del contorno de los organismos, su color, configuración de los dientes, curvatura de la boca, espinulación, diferentes mediciones y proporciones. La magnitud de estas modificaciones es una característica específica, destacándose pocas tendencias generales. Entre ellas, por ejemplo, los machos, que siempre ostentan órganos copuladores, suelen tener el contorno del disco más curvado, siendo más evidente esta ondulación en los especímenes maduros sexualmente; las hembras casi siempre tienen más agujijones en la zona caudal que los machos; en muchas especies, los machos tienen dientes cónicos, aguzados, mientras que las hembras y los juveniles de ambos sexos tienen dientes romos, de forma trapezoidal.

El número de pliegues pseudobranquiales y los canales de Lorenzini pueden tener cierta utilidad para el reconocimiento específico, asociado a otros caracteres merísticos.

Las "laminillas nictitantes", cuya forma y número son considerados por algunos autores en sus descripciones de Rajidae, no corresponden a membranas nictitantes, ya que éstas no están presentes en el superorden Batoidea. Dichas estructuras, de acuerdo a observaciones realizadas en *Raja montagui*, son partes del borde libre de la región dorsal del iris. Se propone llamarlas "laminillas del borde dorsal del iris", o laminillas del "opérculo pupilar del iris".

Las laminillas del borde dorsal del iris tienen un comportamiento de contracción independiente en cada ojo, pudiendo un mismo ejemplar exhibir dos contornos distintos. Se ha de tomar en cuenta esta propiedad de contracción de las laminillas y su no simultaneidad de reacción, si se desea usar el contorno y número de laminillas para definir especies de rayas.

En las mediciones externas, el diámetro ocular es una medida imprecisa, detectándose

variaciones de hasta un 50%, para determinaciones de un mismo órgano hechas por distintos observadores que conocían la definición de diámetro ocular.

En las medidas proporcionales, se utiliza la longitud total como medida estándar de referencia.

De acuerdo a los estudios, principalmente de Ishiyama (1958a), de Stehmann (1970), de Hulley (1972a), de McEachran (1982, 1983), todas las especies de rayas se pueden identificar, utilizando características de la morfología externa y esquelética de la parte terminal de los órganos copuladores de ejemplares machos maduros sexualmente.

Se ha decidido mantener los nombres de estos componentes en el idioma inglés entre comillas, para uniformar la nomenclatura, lo que ayuda en las comparaciones con otras especies.

Existen dos acepciones en la literatura para "clasper groove" o "gouttière spermatique". Es el tubo del apéndice genital entre apopilo e hipopilo o es una hendidura longitudinal en el glande o parte terminal del órgano copulador, y es posterior al hipopilo. La primera acepción tiene prioridad y es también la más usual en los estudios de Rajidae.

Se configuran 35 estructuras distintas en la morfología externa del aparato copulador, de las cuales 18 se localizan en el lóbulo dorsal y 17 en el ventral.

"Pseudorhipidion" de Ishiyama (1958a) es equivalente al "cover rhipidion" de Leigh-Sharpe (1924), siendo una pieza cartilaginosa, y no esponjosa, asociada a la parte distal del cartilago dorsal marginal. Los autores que lo consideran como tejido esponjoso asociado al cartilago terminal ventral 2, deben modificar sus proposiciones tanto en relación con la consistencia del "pseudorhipidion" como a la existencia del cartilago terminal ventral 2.

Los géneros y subgéneros de Rajidae se definen, en parte, por rasgos del neurocráneo (Ishiyama, 1952, 1958a; Ishiyama & Hubbs, 1968; Stehmann, 1970; Hulley, 1972a; McEachran, 1982a, 1983). Entre ellos, se consideran importantes los siguientes aspectos: desarrollo del cartilago rostral, relación de éste con la base del cráneo (fusionado, separado o articulado); forma de los apéndices rostrales y grado de fusión de la parte distal de ellos con

el tallo rostral; forma y tamaño de la fontanela anterior; tamaño de las cápsulas nasales.

De acuerdo a McEachran & Compagno (1979), la longitud nasobasal del cráneo es más estable que la longitud total del cráneo, cuando se las utiliza como patrones estándares. La longitud total del cráneo incluye la medición del cartilago rostral, que es un carácter muy variable intra e interespecíficamente.

De acuerdo a Garman (1913), Bigelow & Schroeder (1953), y otros, la cintura pélvica tiene importancia en el reconocimiento de taxa en diferentes niveles de la jerarquía taxonómica. Así, la curvatura de la barra pélvica, que puede ser cóncava, convexa o recta, la presencia o ausencia de un apéndice prepélvico mediano, ayudan a la caracterización de órdenes y familias de batoideos. Según Hulley (1972a), la longitud relativa al ancho máximo, de los procesos prepélvicos laterales y la curvatura de la barra coracoidea, contribuyen a la identificación de algunos géneros de Rajidae. La barra pélvica de los machos de Rajidae describe en su borde posterior una curva con concavidad hacia distal, que es más cerrada que la exhibida por las hembras, la que tiende a ser una línea recta.

De acuerdo a McEachran & Compagno (1979), la forma de la cara lateral de la cintura pectoral, el número de forámenes postventrales y la presencia o ausencia de un puente anterior, se ha empleado para definir, en parte, géneros de rayas. Las medidas de diferentes partes del escapulocoracoides, relacionadas con su longitud mayor, ayudan a la identificación de las especies.

El número de vértebras es un carácter utilizado en las descripciones de especies, presentando sobreposición con especies afines. Ishiyama (1958a) separa algunos subgéneros de Rajidae usando este carácter. También en las descripciones se indican el número de radios en las aletas pectoral y pélvica. Hubbs & Ishiyama (1968) consideran que estos caracteres pueden proveer una distinción específica. El número de válvulas en el intestino espiral y en el conoarterial no permiten separar especies ni géneros de rayas. La forma y dimensiones de la cápsula del huevo han sido caracteres útiles para definir especies, siendo utilizados con fines taxonómicos por Ishiyama (1958a,

b), Ishiyama & Ishihara (1977) y por Ishihara & Ishiyama (1985). La forma y disposición de los órganos eléctricos permiten separar géneros *Raja* de *Bathyraja* que habitan aguas del Japón (Ishiyama, 1955, 1958b).

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio es parte de la tesis doctoral desarrollada por el autor en la Universidad de Barcelona, bajo la dirección del Catedrático Dr. Jacinto Nadal, quien revisó diferentes borradores de este trabajo, haciendo variados comentarios, observaciones y correcciones. Se agradece su estímulo, dirección, consejos y ayuda prestados. Para desarrollar esta revisión se ha contado con financiamiento de la Dirección de Investigación de la Pontificia Universidad Católica de Chile, proyecto DIUC 84/86.

Se agradece a los revisores de este estudio por sus valiosas e importantes sugerencias, que han permitido mejorar esta contribución.

LITERATURA CITADA

- ALONCLE, H. 1966. A propos d'un caractère anatomique intéressant dans la détermination des Rajidae. Bull. Inst. Pêches marit., Maroc 14: 42-50.
- BACKMANN, G. 1913. Die Bauchflosse der Selschier. Erste Abtheilung, Die Bauchflosse der Batoidei. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 50(7): 1-141. Uppsala & Stockholm.
- BENNETT, M.V.L. & W.T. CLUSIN. 1978. Physiology of the Ampulla of Lorenzini, the Electrorceptor of Elasmobranchs. In Hodgson, E.S. & R.W. Mathewson (Eds.). Sensory biology of sharks, skates and rays, Off. Naval Research, Arlington, Va. pp. 483-505.
- BERTIN, L. 1958a. Organes de la Respiration Aquatique. En P.P. Grassé (Ed.) Traité de Zoologie. 13(2): 1303-1341.
- 1958b. Modifications des nageoires. En P.P. Grassé (Ed.) Traité de Zoologie, 13(1): 748-782.
- BIGELOW, H.B. & W.C. SCHROEDER. 1948. New genera and species of batoid fishes. Sear Found. Journal Marine Research. 7(3): 543-566.
- 1950. New and little known cartilaginous fishes from the Atlantic. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. 103(7): 385-408, 7 pl.

- . 1953. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays. In Albert Parr (Ed.). Fisher of the Western North Atlantic. Mem Sears Found. mar. Res. 1(2): 1-588.
- . 1954. A new Family, a new Genus, and two new species of batoid fishes from the Gulf of Mexico. Breviora, Mus. Comp. Zool. Harvard. (24): 1-16.
- BIGELOW, H.B. & W.C. SCHROEDER. 1962. New and little known batoid fishes from the western Atlantic. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. 128(4): 162-244.
- . 1965. Notes on a small collection of rajids from the subantarctic region. Limnol. and Oceanogr. 10 (Supp.): R38-R49, 5 Figs.
- BREDER, C.M. & D.E. ROSEN. 1966. Modes of reproduction in fishes. Natural History Press, Garden City, New York, 941 pp.
- BUDKER, P. 1958. Les organes sensoriels cutanés des Sélaciens. En P. Grassé (Ed.). Traité de Zoologie. 13(2): 1033-1062.
- BUEN, F. DE. 1959a. Lampreas, tiburones, rayas y peces en la Estación de Biología Marina de Montemar, Chile. Rev. Biol. Mar. 9(1, 2, 3): 3-200.
- . 1959b. Notas preliminares sobre la fauna marina preabismal de Chile, con descripción de una familia de rayas, dos géneros y siete especies nuevas. Mus. Nac. Hist. Nat. 27(3): 174-201.
- . 1960. Tiburones, rayas y quimeras en la Estación de Biología Marina de Montemar, Chile. Rev. Biol. Mar. 10(1,2,3): 3-50, 16 Figs.
- CAPAPE, C. 1977. Deux nouvelles espèces pour les côtes ouest-africaines: *Raja rouxi* n. sp. et *Raja dageti* n. sp. (Pisces, Rajidae). Bull. Mus. natn. Hist. nat, 3e sér., N° 482, 339: 1021-1038, 6 Figs.
- & M. DESOUTTER. 1978. Méthode d'étude, description et comparée des ptérygopodes de Rajidae: *Raja radula* Delaroché, 1809. Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie. 2(1-2): 79-88.
- . 1979. Note sur la validité de *Raja abra* Müller et Henle, 1841. Cybium (3e série) (5): 71-85.
- . 1980. Nouvelle description de *Raja asterias* Delaroché, 1809 (Pisces, Rajiformes). Cybium (3e série), (11): 29-40.
- . 1981. Nouvelle description de *Raja (Raja) clavata* Linnaeus, 1758, et note sur la validité de *Raja (Raja) capensis* Müller et Henle, 1841. Cybium. 3e série 5(4): 23-39.
- . 1982. Propos sur le paratype de *Raja smithii* Müller et Henle, 1841 (Pisces, Rajiformes) déposée au Museum National D'Histoire Naturelle (Paris). Cybium, 6(3): 47-57.
- CAPAPE, C., J.P. QUIGNARD & F. KARTAS. 1980. Nouvelle description de *Raja polystigma* Regan, 1923 (Pisces, Rajiformes). Bull. Off. natn. Pêch., Tunisie, 4(1): 27-45.
- CLARK, R.S. 1922. Rays and Skates (Raiae). N° 1. Egg-capsules and Young. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 12(2): 578-643.
- . 1926. Rays and skates. A revision of european species. Scienc. Inv. Fish. Board Scot. 1: 1-66, Figs.
- COMPAGNO, L.J.V. 1973. Interrelationships of living elasmobranchs. In P.H. Greenwood, R.S. Miles and C. Patterson (Eds.), Interrelationships of fishes, supp. 1, Zool. J. Linnean Soc. 53: 15-61.
- . 1977. Phyletic relationships of living sharks and rays. Amer. Zool. 17: 303-322.
- DANIEL, J.F. 1934. The elasmobranch fishes. University of California Press. 332 pp.
- DELFIN, F. 1902. Nuevas especies de la familia Rajidae. Rev. Chil. Hist. Nat. 6: 262-270.
- DEVILLERS, C. 1958. I. Système latéral des Chondrichthyes. En P. Grassé (Ed.). Traité de Zoologie. 13(2): 993-1003.
- EL-TOUBI, M.R. & A.R. HAMDY. 1959. Studies on the head skeleton of *Rhinobatus halavi*, *Rhinobatus djiddensis* and *Trygon kuhlii*. Publ. mar. biol. Stn. Al Ghardaqa. 10: 3-39, pl. 1-5.
- EWART, J.C. & J.C. MITCHELL. 1891. On the lateral sense Organs of Elasmobranchs. II. The Sensory Canals of the Common Skate (*Raia batis*). Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 37: 87-105, 1 pl.
- FEDUCCIA, A. & B.H. SLAUGHTER. 1974. Sexual dimorphism in skates (Rajidae) and its possible role in differential niche utilization. Evolution 28: 164-168.
- FRECHKOP, S. 1925. Sur la structure et le développement de L'organe copulateur des Raies dans ses rapports avec la structure de la nageoire ventrale. Arch. Biol., Paris, Liège, 35: 207-268.
- FRIEDMAN, M.H.I. 1935. The function of the claspers and clasper glands in the skate. J. biol. Bd. Can. 1: 261-268.
- GARMAN, S. 1875. On the skates (Rajae) of the eastern coast of the United States. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 17: 170-181.
- . 1877. On the pelvis and external sexual organs of selachians, with special references to the new genera *Potamotrygon* and *Disceus* (with Descriptions). Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 19: 197-215.
- . 1913. The Plagiostomia (sharks, skates and rays) Mem. Mus. comp. Zool. Harvard. 36: 1-515, 75 lams.
- GILBERT, P. 1963. The visual apparatus of sharks. In P. Gilbert (Ed.). Sharks and survival. D.C. Heath & Co. Boston: 283-326.
- GRUBER, S.H. & J.L. COHEN. 1978. Visual System of the Elasmobranchs: State of the Art 1960-1975. In Hodgson, E.S., R.W. Mathewson (Eds.). Sen-

- sory biology of sharks, skates and rays. Office of Naval Research, Arlington., pp. 11-105.
- GUICHENOT, A. 1848. Peces. En Gay, C (Ed.). Historia Física y Política de Chile. 2: 137-370.
- HAMDY, A.R. 1959. The development of the neurocranium of *Rhinobatus halavi*. Proc. Egypt. Acad. Sci. 13: 23-38.
- _____. 1960. Dorsal fontanelles in selachian neurocrania. Nature. 185(4717): 939.
- HEINTZ, N. 1962. On *Raia batis* L., *R. nidrosiensis* Collet and *R. oxyrhynchus* (L) from norwegian waters and their mutual relationships. Sarsia 5: 1-67.
- HOLMGREN, N.L. 1940. Studies on the head in fishes. Embryological, morphological and Phylogenetic researches, Part I. Development of the skull in sharks and rays. Acta zool. Stockh. 21: 51-267.
- _____. 1941. Studies on the head in fishes. Embryological, Morphological and Phylogenetical Researches. Part II. Comparative Anatomy of the adult selachian skull, with remarks on the dorsal fin in sharks. Acta zool., Stockh. 22(3): 1-100.
- _____. 1942. Studies on the head in fishes. Part III: The phylogeny of elasmobranch fishes. Acta zool. Stockh., 23: 129-261.
- HUBBS, C.L. & R. ISHIYAMA. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae). Copeia (3): 483-491.
- HUBBS, C.L. & K.F. LAGLER. 1964. Fishes of the great lakes Region. Ann Arbor. The University of Michigan Press. 213 pp.
- HUBER, O. 1901. Die kopulationsglieder der Selachier. Z. wiss. zool. 70(4): 592-674, 12 Figs.
- HUGHES, G.M. 1960. The mechanism of gill ventilation in the dogfish and skate. J. Exper. Biol. 37: 11-27.
- HULLEY, P.A. 1966. The validity of *Raja rhizacanthus* Regan and *Raja pullopunctata* Smith, based on a study of the clasper. 48(20): 497-514, 8 Figs.
- _____. 1969. The relationship between *Raja miraletus* Linnaeus and *Raja ocellifera* Regan based on a study of the clasper. Ann. S. Afr. Mus. 52(6): 137-147.
- _____. 1970. An investigation of the Rajidae of the West and South coasts of southern Africa. Ann. S. Afr. Mus. 55(4): 151-220.
- _____. 1972a. The origin, interrelationships and distribution of southern African Rajidae (Chondrichthyes, Batoidei). Ann. S. Afr. Mus. 60: 1-103.
- _____. 1972b. The family Gurgesiellidae (Chondrichthyes, Batoidei) with reference to *Pseudoraja atlantica* Bigelow and Schroeder. Copeia (2): 356-359.
- _____. 1973. Interrelationships within the Anacanthobatidae (Chondrichthyes, Rajoidea), with a description of the lectotype of *Anacanthobatis marmoratus* Von Bonde & Swart, 1923. Ann. S. Afr. Mus. 62: 131-158.
- _____. & M. STEHMANN. 1977. The validity of *Malacoraja* Stehmann, 1970 (Chondrichthyes, Batoidei, Rajidae) and its phylogenetic significance. Ann. S. Afr. Mus. 72(12): 227-237.
- ISHIHARA, H. & R. ISHIYAMA. 1985. Two New North Pacific Skates (Rajidae) and a Revised Key to *Bathyraja* in the Area. Japan. J. Ichthyol. 32(2): 143-179.
- _____. 1986. Systematics and Distribution of the Skates of the North Pacific (Chondrichthyes, Rajoidei). In Uyeno, T. R. Arai, T. Taniuchi & K. Matsuura (Eds.). Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes, Ichthyological Society of Japan. Tokyo, pp. 269-280.
- ISHIYAMA, R. 1952. Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. 4.a. A revision of three genera of Japanese rajids, with descriptions of one new genus and four new species mostly occurred in northern Japan. Zool. Lab., Shimono-seki Coll. of Fish. (14): 1-42.
- _____. 1955. Idem. 5. Electric organ supposed as an armature. Bull. Biogeogr. Soc. Japan 16-19: 271-277.
- _____. 1958a. Studies on the rajid fishes (Rajidae) found in the waters around Japan. J. Shimono-seki Coll. Fish. 7(2, 3): 193-394.
- _____. 1958b. Observations on the egg-capsules of skates of the family Rajidae, found in Japan and ist adjacent waters. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 118(1): 1-24, 10 Figs.
- _____. 1967. Fauna Japonica. Rajidae (Fishes). Biogeographical Society of Japan, 84 pp, 32 lams.
- _____. & C.L. HUBBS. 1968. *Bathyraja*, a genus of pacific skates (Rajidae) regarded as phyletically distinct from the atlantic genus *Breviraja*. Copeia (2): 407-410.
- _____. & H. ISHIHARA. 1977. Five new species of skates in the genus *Bathyraja*, from the western north pacific with reference to their interrelationship. Jap. J. Ichthyol. 24: 71-90.
- JORDAN, D.S. 1925. Subdivisions of the genus *Raja* Linnaeus. Copeia: 37-39.
- JUNGERSEN, H.F.E. 1899. On the appendices genitales in the Greenland shark *Somniosus microcephalus* and other selachians. Dan. Ingolf. Exped. 2(2): 1-88.

- KALMIJN, AD. J. 1978. Electric and magnetic sensory world of sharks, skates and rays. In Hodgson, E.S. & R.W. Mathewson (Eds.), *Sensory biology of sharks, skates and rays*. Off. Naval Research, Arlington, Va. pp. 507-528.
- KREFFT, G. 1968. Knorpellische (Chondrichthyes) aus dem tropischen ostantlantick. *Atlantide Rep.* (10): 33-76.
- _____ & M. STEHMANN. 1974. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walther Herwig" nach Sudamerika: XXXII. *Raja (Rajella) sadowskii* spec. nov. (Chondrichthyes, Batoidei, Rajidae), einweiterer neuer Roche vom südwestatlantischen Kontinentalabhang. *Arch. Fisch. Wiss.* 25: 33-50.
- _____ & _____ 1975. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walther Herwig" nach Südamerika. XXXVI. Zwei weitere neue Rochenarten aus dem Südwestatlantik: *Raja (Dipturus) leptocauda* und *Raja (Dipturus) trachyderma* spec. nov. (Chondrichthyes, Batoidei, Rajidae). *Arch. Fisch. Wiss.* 25(3): 77-97.
- LAMILLA, J.G., G.R. PEQUEÑO & H. FIGUEROA. 1984. Aspectos biológicos de *Psammobatis lima*, Poepfig, 1835, en el Litoral de Valdivia, Chile (Elasmobranchii, Rajidae). *Rev. Com. Perm. Pacífico Sur* (14): 183-209.
- LEIBLE, D.M. 1970. Identificación de especies de rayas del género *Psammobatis* recolectadas principalmente en el sur de Chile. *Arch. Biol. Med. Exp.* 7: 23-24.
- _____ 1981. Presencia de *Raja trachyderma* en el Pacífico suroriental. Descripción de sus caracteres diagnósticos. *Jorn. Cs. Mar. Montemar.* p. 41.
- LEIGH-SHARPE, W.H. 1920. The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons and clasper glands. *Memoir I. J. Morphol. & Physiol.* 34: 245-265.
- _____ 1922. The Comparative Morphology of the secondary sexual characters of Holocephali and elasmobranch fishes. The claspers, clasper siphons and clasper glands. *Memoir. V. J. Morphol. & Physiol.* 36: 221-243.
- _____ 1924. Idem. *Memoir VII. J. Morphol. & Physiol.* 39: 567-577.
- _____ 1926a. Idem *Memoir X. J. Morphol. & Physiol.* 42: 335-348.
- _____ 1926b. Idem. 42: 349-358.
- LOZANO REY, L. 1928. Fauna Ibérica. T. 1. Peces (Generalidades, ciclóstomos y elasmobranchios). *Mus. Nac. Cs. nat. Madrid.* 692 pp.
- MC-EACHRAN, J.D. 1977a. Variation in *Raja garmani* and the status of *Raja lentiginosa* (Pisces: Rajidae). *Bull. Mar. Science.* 27(3): 423-439.
- _____ 1977b. Reply to the "sexual dimorphism" in skates (Rajidae). *Evolution*, 31(1): 218-220.
- _____ 1982. Revision of the South American Skate Genus *Sympterygia* (Elasmobranchii: Rajiformes). *Copeia* (4): 867-890.
- _____ 1983. Results of the research cruises of FRV "Walther Herwig" to South America. LXL. Revision of the South American Skate genus *Psammobatis* Gunther, 1870 (Elasmobranchii: Rajiformes, Rajidae). *Archiv für Fisch. Wiss.* 34(1): 23-80.
- _____ & L.J.V. COMPAGNO. 1979. A further description of *Gurgesiella furvescens*, with comments on the interrelationships of Gurgesiellidae and Pseudorajidae (Pisces, Rajoidei). *Bull. Mar. Sc.* 29(4): 530-553.
- _____ & _____ 1980. Results of the research cruises of FRV "Walther Herwig" to South America. LVI. A new species of skate from the southwestern Atlantic, *Gurgesiella dorsalifera* sp. nov. (Chondrichthyes, Rajoidei). *Arch. Fisch. Wiss.* 31(1): 1-14.
- _____ & _____ 1982. Interrelationships of and within *Breviraja*, based on anatomical structures (Pisces: Rajoidei). *Bull. Marine Science* 32(2): 399-425.
- _____ & C.O. MARTIN. 1978. Interrelationships and subgeneric classification of *Raja erinacea* and *R. ocellata*, based on claspers, neurocrania and pelvic girdles (Pisces: Rajidae). *Copeia* (4): 593-601.
- _____ & I. MIYAKE. 1986. Interrelationships within a Putative Monophyletic Group of Skates (Chondrichthyes, Rajoidei, Rajini).
- _____ & M. STEHMANN. 1977. Subgeneric placement of *Raja bathyphila* based on anatomical characters of clasper, cranium and pelvic girdle. *Copeia* (1): 20-25.
- _____ & _____ 1984. A new species of skate *Neoraja carolinensis*, from off the southeastern United States (Elasmobranchii: Rajoidei). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 97(4): 724-735.
- MARINI, T. 1928. Sobre tres especies del género *Raia*, nuevas para las aguas argentinas. *Physis*, 9: 274-278.
- MAYR, E., E.G. LINSLEY & R. USINGER. 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw Hill, New York, 336 pp.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw Hill, New York, 428 pp.
- MENNI, C.R. 1971. Anatomía del mixopterigio y posición sistemática de *Raja flavirostris* Philippi, 1892 (Chondrichthyes, Rajiformes). *Neotropica*, 17(52): 39-43.
- _____ 1972a. Anatomía del mixopterigio y diferencias específicas en los géneros *Psammobatis* y

- Sympterygia* (Chondrichthyes, Rajidae). Neotropica, 18(56): 73-80.
- . 1972b. *Raja* (*Atlantoraja*) subgén. nov. y lista crítica de los Rajidae Argentinos (Chondrichthyes, Rajiformes). Rev. Mus. Plata, 11(103): 165-173.
- . 1973. Rajidae del litoral bonaerense. I. Especies de los géneros *Raja*, *Bathyraja* y *Sympterygia* (Chondrichthyes). Physis (Sec. A) 32(85): 413-439.
- MULLER, J. & J. HENLE. 1837a. Über die Gattungen der Haifische und Rochen. Sitzb. K. Preuss. akad. wiss. Berlin: 111-118.
- & ———. 1837b. Ueber die Gattungen der Plagiostomen. Archiv. natur. 3: 394-401 y p.434.
- & ———. 1938. On the generic characters of cartilaginous fishes with descriptions of new genera. Charles worth's Mag. Nat. Hist. 2: 33-37, 88-91.
- & ———. 1841. Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin.
- PARKER, W.K. 1879. On the structure and development of the skull in sharks and skates. Trans. zool. Soc. London: 189-234.
- PEQUEÑO, G.R. & J.G. LAMILLA. 1985. Estudio sobre una Colección de rayas del Sur de Chile (Chondrichthyes, Rajidae). Rev. Biol. Mar. Valparaíso, 21(2): 225-271.
- PETRI, K.R. 1878. Der Copulations-organe der Plagiostomen. Z. wiss. Zoo. 30: 288-335.
- QUIGNARD, J.P. 1965. Les Raies du Golfe du Lion. Nouvelle méthode de diagnose et d'étude biogéographique. Rapp. P. v. Réun. Con. int. Explor. Scient. mer Méditerr. 18(2): 211-212.
- RASCHL, W. 1978. Notes on the Gross Functional Morphology of the Ampullary System in Two Similar Species of skates, *Raja erinacea* and *R. ocellata*. Copeia. (1): 48-53.
- REGAN, T. 1906. A classification of the Selachian Fishes. Proc. Zool. Soc. London. 722-758.
- ROCHON-DUVIGNEAU, A. 1958. L'oeil et la vision. En P. Grassé (Ed.) Traité de Zoologie. 13(2): 1099-1142, Masson et Cie, Paris.
- SIMPSON, G.G., A. ROF & R.C. LEWONTIN. 1960. Quantitative Zoologie. Harcourt, Brace & World, Inc., N.Y. 440 pp.
- SNEDECOR, G.W. 1964. Métodos estadísticos aplicados a la investigación agrícola y biológica. Ceca, México. 626 pp.
- SPRINGER, S. 1971. Three species of skates (Rajidae) from the Continental waters of Antarctica. Antarctic Res. Ser. 17: 1-9.
- STEHMANN, M. 1970. Vergleichend morphologische und anatomische untersuchung zur Neuordnung der Systematik der nordostatlantischen Rajidae (Chondrichthyes, Batoidei). Arch. Fisch. Wiss. 21(2): 73-164.
- . 1971a. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walther Herwig" nach Südamerika. XVII, *Raja* (*Raja*) *herwigi* Krefft, 1965, ergänzende Untersuchungen zum subgenerischen Status der Art. Arch. Fisch. Wiss. 22: 85-97.
- . 1971b. Untersuchungen zur validität von *Raja maderensis* Lowe, 1839, zur geographischen variation von *Raja straeleni* Poll, 1951 und zum subgenerischen status beider Arten (Pisces, Batoidei, Rajidae) Arch. Fisch. Wiss. 22: 175-199.
- . 1985. Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS "Walther Herwig" nach Südamerika. LXIV. *Bathyraja papilionifera* sp.n. (Pisces, Batoidea, Rajidae), eine weitere neue Rochenart aus dem Südwestatlantik vom nordargentinischen kontinentalabhang. Arch. Fisch. Wiss. 36(1,2): 195-211.
- & D.L. BÜRKE. 1984. General remarks, explanation of terms and mode of presentation for Hypotremata (Rajiformes), pp. 151-152. In. P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (Eds.) Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol. 1, UNESCO, Paris.
- WHITE, E.G. 1937. Interrelationships of the elasmobranchs with a key to the order Galea. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 74(2): 25-138.
- WOURMS, J.P. 1977. Reproduction and development in Chondrichthyan fishes. Amer. Zool. 17: 379-410.